



This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

### Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

- + *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
- + *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
- + *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
- + *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

### About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at <http://books.google.com/>



## Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

## Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

- + *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.
- + *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.
- + *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.
- + *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

## Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter <http://books.google.com> durchsuchen.













# FLORA

ODER

## ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN  
VON DER  
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL  
Professor der Botanik in München.

98. B A N D. J A H R G A N G 1904.

Heft I mit 3 Tafeln.

Erschienen am 2. November 1903.

Inhalt: ARTHUR HELLER, Über die Wirkung ätherischer Öle und einiger verwandter Körper auf die Pflanzen . . . . .	Seite 1—31
A. HANSEN, Experimentelle Untersuchungen über die Beschädigung der Blätter durch Wind . . . . .	„ 32—50
A. TSCHIRCH, Sind die Antheren der Kompositen verwachsen oder verklebt? . . . . .	„ 51—55
H. O. JUEL, Über den Pollenschlauch von Cupressus . . . . .	„ 56—62
LITERATUR: Meyer, Arthur, Praktikum der botanischen Bakterienkunde. — Martin, Ch. Ed., Le „Boletus subtomentosus“ de la Region Genevoise. — Büggeli, Max, Pflanzengeographische und wirtschaftliche Monographie des Sphinctales bei Einsiedeln. — Atlas der Diatomaceenkunde von Dr. A. Schmidt . . . . .	„ 62—64

---

MARBURG.  
N. G. ELWERTSCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG.  
1903.

107011

107011







# Über die Wirkung ätherischer Öle und einiger verwandter Körper auf die Pflanzen.

Von Arthur Heller.

## Einleitung.

Die botanische Literatur weist eine ganze Reihe von Arbeiten auf, die sich mit der Untersuchung der Wirkung ätherischer Öle auf die Pflanzen beschäftigt haben. Bereits zu Anfang des vorigen Jahrhunderts haben Göppert<sup>1)</sup>, Schübler<sup>2)</sup> und De Candolle<sup>3)</sup> schädigende Einflüsse flüchtiger Stoffe auf den pflanzlichen Organismus beobachtet, und auch in neuerer Zeit sind vielfach derartige Untersuchungen gemacht worden. Alle Beobachter stimmen darin überein, daß die Giftwirkung sehr groß ist und schnell eintritt.

Derartige Versuche sind meist mit ätherischem Öl in Dampfform ausgeführt worden; bei Anwendung von ätherischem Öl in flüssiger Form wurde keinerlei Unterschied in der Wirkung gefunden.

Ebenso enthält die vorhandene Literatur keine Angaben über die Art und Weise des Eindringens noch über die Wege, die der Öldampf in die Zelle hinein findet.

Die tiefgreifenden Veränderungen aber, die in Gegenwart ätherischer Öle in der Zelle eintreten, lassen keinen anderen Schluß zu, als daß ein Eindringen durch die Zellmembran hindurch auch wirklich stattfindet. Daß die imbibierte Membran in der Tat für Öldampf und gelöstes Öl permeabel ist, darüber finden sich verschiedene Belege. Bereits De Candolle<sup>4)</sup> hatte das an Umbelliferen beobachtet. Hofmeister<sup>5)</sup> erklärte die Permeabilität als eine Folge der Durchtränkung der Membran, und zwar ist diese um so permeabler, je mehr Imbibitionsflüssigkeit sie enthält. Man muß demnach bei einer Imbibition mit ätherischem Öle gleichzeitig eine Verdrängung von Wasser annehmen. Das letztere bewies Hofmeister u. a. an den Membranen der verschiedensten Pollenkörner, die unverletzt und lufttrocken begierig ätherisches Öl aufsaugen. Im feuchten Zustand in

---

1) Göppert, De acidi hydrocyan. vi in plantas comm. Breslau 1827.

2) Schübler, Untersuch. über Einwirkung versch. Stoffe auf die Pflanzen. Flora 1827, pag. 758 ff.

3) De Candolle, Physiologie végétale, 1832, Bd. III, pag. 1347.

4) De Candolle, Mémoires sur la famille des Umbellifères, 1829, pag. 11.

5) Hofmeister, Lehre von der Pflanzenzelle, 1867, pag. 226, 238.

ätherisches Öl gebracht, imbibierten sie sich damit, wurden durchscheinend und schieden Wassertröpfchen aus. Eine Angabe, wie die Behandlung mit ätherischem Öle auf das Leben der Körner eingewirkt hat, fehlt gänzlich.

Weitere Beobachtungen über die Form und die Wege einer Aufnahme liegen bisher für ätherisches Öl nicht vor.

Für die Aufnahme von fettem Öl sind diese Fragen eingehend studiert worden. Angaben darüber finden sich bereits bei Sachs<sup>1)</sup>, Hofmeister<sup>2)</sup>, Peters<sup>3)</sup>, Detmer<sup>4)</sup>, Pfeffer<sup>5)</sup> u. a.; sicher erwiesen, daß in der Tat die mit Wasser imbibierte Membran für fettes Öl leicht durchdringbar ist, wurde dieses erst durch R. H. Schmidt.<sup>6)</sup>

Detmer nimmt im Anschluß an Hofmeister zwar Permeabilität an, ist jedoch der Meinung, daß die Wanderung unter Stoffmetamorphose mit nachfolgender Regeneration zu Fett stattfindet. Nach Pfeffer<sup>7)</sup> dagegen finden Öltropfen ungelöst reichlich den Weg durch Zellwand und Plasmahaut, der Protoplast nimmt fettes Öl auf und gibt es ab; er gibt ferner an, es liegen keine Gründe vor zu bezweifeln, daß fette Öle als solche, wenn auch mit Hilfe von Emulgierung, von Zelle zu Zelle wandern. Zusammenfassende Beobachtungen über diese Erscheinungen stellte R. H. Schmidt<sup>8)</sup> auf, der vor allem die Aufnahme und die dabei eintretenden Veränderungen studierte. Er fand, daß mit dem Mobilisieren der Gehalt an freier Säure derart zunimmt, daß das Wanderfett gewöhnlich 10—30 %, in manchen Fällen fast die Gesamtmenge der Fettsäuren in freiem Zustand enthält.<sup>9)</sup> Schmidt kommt für die Art und Weise des Durchdringens der lebenden Membran zu dem Schlusse, daß ein in der Zellulosehaut befindlicher Körper mit den freien Fettsäuren eine seifenartige Verbindung eingeht. Diese durchtränkt die Membran und erhöht dadurch die Kapillarattraktion derselben für Fette; andererseits emulgiert sie auch einen Teil des Fettes und vermittelt auf diese Weise den Durchgang desselben.

1) Sachs, Pringsheims Jahrbücher, Bd. III, 1863, pag. 213, 251.

2) Hofmeister, l. c. p. 226.

3) Peters, Landwirtschaftl. Versuchstationen, 1865, Bd. VII, pag. 9.

4) Detmer, Keimungsphysiologie des Samens, 1880, pag. 371.

5) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. I, pag. 97.

6) R. H. Schmidt, Aufnahme und Verarbeitung usw., Flora 1891, pag. 300 ff.

7) Pfeffer, l. c. pag. 81, 97, 581.

8) R. H. Schmidt, l. c. pag. 345, 369.

Eine solche Anschauung zieht demnach nur verseifbare Stoffe in Betracht. Da nun aber die imbibierte Membran auch für ätherische Öle permeabel ist und diese Körper unverseifbar sind, so ist hier ein anderer Modus anzunehmen. Schon aus der Giftwirkung ätherischen Öles läßt sich eine Aufnahme folgern. Über die Art und Weise einer solchen liegen bisher keinerlei Angaben vor. Ich folgte deshalb gern dem Anraten des verehrten Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. Pfeffer näher an diese Fragen heranzugehen.

Zu diesen Körpern, die von der Zelle produziert werden, gehören weiterhin auch die Harze und Harzbalsame, die den ätherischen Ölen in chemischer Beziehung sehr nahe stehen. Tschirch<sup>1)</sup> hat deshalb auch für ätherisches Öl und Harz, als nie allein vorkommend, die Bezeichnung Balsam gebraucht. Neuerdings hat Tunmann<sup>2)</sup> für alle drei Körper das Wort Harz eingeführt, mit der Begründung, daß sie sich im allgemeinen nur in der Konsistenz unterscheiden.

Unverseifbar sind allerdings Harze und Harzbalsame nicht, jedoch liegt die Temperatur der Harzverseifung hoch über der, die von der Pflanze getragen werden kann. Aus diesen Gründen erwies es sich zugleich als nötig, diese Stoffe in den Kreis meiner Betrachtungen zu ziehen.

Betrachtet man nun die chemische Natur der ätherischen Öle, die aus flüssigen Kohlenwasserstoffen oder Terpenen (meist  $C_{10}H_{16}$ ) in wechselnden Verhältnissen mit Kamphenen (meist  $C_{10}H_{18}O$ ) bestehen, so liegt es nahe, diesen pflanzlichen Kohlenwasserstoffen solche an die Seite zu stellen, die wie Benzin, Petroleum und Paraffin Zersetzungsprodukte untergegangener Vegetationen oder aber wie Benzol und Xylol Produkte der chemischen Industrie sind.

Betrachtet man sämtliche von mir gewählten Stoffe, die unter normalen Verhältnissen alle unverseifbar sind, in ihren physikalischen Eigenschaften, so zeigen sie sich meist als Flüssigkeiten, die ölartigen Charakter tragen. Mit Wasser sind dieselben nicht mischbar, die ätherischen Öle sind jedoch in geringem Grade in Wasser löslich. Außerdem sind fast alle leicht flüchtig. Es mußte daher meine erste Aufgabe sein, die Wirkung dieser flüchtigen Stoffe in Dampfform kennen zu lernen.

Wenn man nun die Resultate betrachtet, welche die zu Anfang dieser Arbeit genannten Forscher erhielten, über deren Versuche ich noch kurz referieren werde, so läßt es sich bei den minimalen

1) Tschirch, Harze und Harzbehälter, 1900, pag. 339.

2) Tunmann, Sekretedrüsen. Dissert. Bern, 1900, pag. 8.





daß Öl oder Harzbalsam durch die wassergetränkte Membran der secernierenden Zellen hindurch diffundiert?“ Er verneint nun zwar diese Frage im Anschluß an seine Theorie, jedoch erklärt er die Zellwand mehrfach für impermeabel.<sup>1)</sup> Dieselbe Meinung vertraten vor Tschirch bereits Wigand<sup>2)</sup> und Karsten.<sup>3)</sup> Nach ihrer Meinung ist die Entstehung des Harzbalsams im Sekretbehälter auf Umwandlung der Zellwand zurückzuführen. Diese Anschauung wurde von N. J. C. Müller<sup>4)</sup> lebhaft angegriffen. Müller fand in allen Zellen Harz, in der Hauptsache natürlich in den Secernierungszellen; er kommt zu dem Schlusse,<sup>5)</sup> daß „die ungemein großen Massen in solchen Behälter nicht anders hineingelangen konnten, als durch Wanderung durch viele Zellmembranen“.

Harz in den Secernierungszellen beobachtete ferner E. Schwabach.<sup>6)</sup> Als erster hatte Meyen<sup>7)</sup> die Bedeutung der den Harzgang bildenden Zellen als Sitz der Sekretion erkannt. Er betont als wunderbar die Ablagerung des Stoffes nach aussen hin, während die Zelle doch sonst die Stoffe im Innern erzeugt und aufbewahrt. Fernerhin sprechen sich Dippel<sup>8)</sup> und Hanstein<sup>9)</sup> für die Durchlässigkeit der Membran aus. Letzterer kommt zu dem Schlusse, daß Harzbalsam die Cuticula, Zellhaut und Protoplasmaschlauch in Gestalt kleinster Teile zu durchdringen vermag. Bei Drüsenhaaren konstatierten Haberland<sup>10)</sup>, Martinet<sup>11)</sup>, Behrens<sup>12)</sup> u. a. ebenfalls, daß das gebildete Sekret die Zellwand zu durchwandern vermöge. Von Mayr<sup>13)</sup> ist der Satz aufgestellt worden, daß die Zellwand nur so lange für Harz permeabel ist, als sie noch im Wachstumsprozeß begriffen ist.

1) Tschirch, l. c. pag. 338, 357.

2) Wigand, Bot. Ztg., 1850, pag. 428; Pringsheim, 1863, Bd. III, pag. 164.

3) Karsten, Bot. Ztg., 1857, pag. 317.

4) N. J. C. Müller, Untersuchungen über die Verteilung des Harzes etc. Pringsheim 1866, Bd. V, pag. 387 ff.

5) ibid., pag. 421.

6) E. Schwabach, Ber. d. bot. Ges., 1900, pag. 417, 1899, pag. 295.

7) Meyen, Sekretionsorgane, 1837, pag. 18.

8) Dippel, Bot. Ztg., 1863, pag. 253. Histologie der Coniferen.

9) Hanstein, Laubknospen, Bot. Ztg. 1868, pag. 781.

10) Haberlandt, Physiolog. Anatomie II. Aufl., pag. 434.

11) Martinet, Organes de sécrétion d. vég. Annal. sc. nat. 1872 sér. 5 T. XIV, pag. 161.

12) Behrens, Ber. d. Bot. Ges., 1886, pag. 400.

13) Mayr, Das Harz der Nadelhölzer, Berlin 1894, pag. 8.



Beurier<sup>1)</sup>, die in ihm ein Stimulans zu erblicken glaubten. Burgerstein<sup>2)</sup> und Wilhelm<sup>3)</sup> widerlegten diese Ansicht und stellten in Übereinstimmung mit Conwentz<sup>4)</sup> und Frank<sup>5)</sup> die schädigenden Wirkungen des Kampfers fest. Weitere Veröffentlichungen liegen vor von Treviranus<sup>6)</sup>, Nägeli<sup>7)</sup>, Detmer<sup>8)</sup>, Mesnard<sup>9)</sup>, Nobbe und Hänlein<sup>10)</sup>, ferner von Frank<sup>5)</sup> und, erst bei Niederschrift dieser Zeilen in meine Hände gelangend, von Detto.<sup>11)</sup>

Auch für Bakterien sind die Wirkungen verschiedener flüchtigen Öle untersucht worden. Flügge<sup>12)</sup> gibt an, daß Hemmung der Entwicklung von Milzbrandbakterien schon in der Verdünnung 1:330 000 durch Senföl und (lt. Koch) durch Terpentinöl bei 1:75 000 erfolgt. Weitere Angaben machen Ometschenko<sup>13)</sup>, Chamberland<sup>14)</sup> und Cadéac und Meunier.<sup>15)</sup> Letztere Arbeiten klassifizieren die ätherischen Öle nach ihrer Giftwirkung speziell gegen Typhus- und Rotzbazillen. Einer Sublimatlösung 1 ‰ kommt etwa chinesisches Zimmtöl gleich, es folgen dann die Öle von Origanum creticum, Thymus und Citrus, später erst Terpentinöl. Weit geringer an Giftwirkung sind bei Bakterien Kampfer und Pfefferminzöl.

Literaturangaben über die Einführung einiger Kohlenwasserstoffe fanden sich nur bei R. H. Schmidt<sup>16)</sup>, der Versuche mit flüssigem Paraffin an höheren Pflanzen machte, und dann bei Nobbe und Hänlein<sup>17)</sup>, die die Wirkung einer Lösung von Lavendel- und

---

1) Beurier, Du camphre comme stimulant actif etc. Revue horticole Bd. 46. Paris 1874.

2) Burgerstein, Landwirtschaftl. Versuchsstat., 1888, Bd. XXXV, pag. 9 ff.

3) Wilhelm, Einwirkung des Camphors auf die Keimkraft. (Ref. Just, Bot. Jahrber. 1876, pag. 884.)

4) Conwentz, Bot. Ztg. 1874, pag. 401.

5) Frank, Pflanzenkrankheiten, II. Aufl. Bd. I, pag. 330, 331.

6) Treviranus, Physiologie der Gewächse, 1838, Bd. II, pag. 726.

7) Nägeli, Theorie der Gärung, 1879, pag. 84, 85.

8) Detmer, Üb. Zerstörung d. Molekularstrukt. d. Protopl. Bot. Ztg. 1886 Nr. 30.

9) Mesnard, Annales sc. nat. 1893, sér. 7, Bd. 18, pag. 257.

10) Nobbe und Hänlein, Landw. Versuchsstat. Bd. XXI 1878, pag. 437.

11) Detto, Bedeutung äth. Öle bei Xerophyten, Flora 1903, pag. 147.

12) Flügge, Mikroorganismen Bd. I, pag. 473 (1896).

13) Ometschenko, Centralblatt für Bakteriologie Bd. IX, pag. 813.

14) Chamberland, Les essences au point de vue de leurs propriétés antisept. Annal. de l'institut Pasteur 1887, pag. 153.

15) Cadéac und Meunier, Action antiseptique des essences. Annales de l'institut Pasteur 1889, pag. 220.

16) R. H. Schmidt, l. c. pag. 329.

17) Nobbe und Hänlein, Landw. Versuchsstat. 1878, Bd. XXI, pag. 437.

■  
Krauseminzöl in Benzin auf Blätter von *Prunus* und *Tilia* beobachteten.

### Spezieller Teil.

Ich komme nunmehr zu den von mir angestellten Versuchen.

Von ätherischen Ölen wählte ich folgende: Pfefferminz-, Origanum-, Salbei-, Rosmarin-, Lavendel-, Eucalyptus-, Senf-, Terpentintin- und Kiefernöl (= *Ol. Pini silv.*), außerdem blausäurefreies Bittermandelöl, ferner Kampfer und Thymol. Als Harze und Balsam wandte ich an: Venetianischen Terpentin (Lärchenterpentin), Colophon und Asphalt, gelöst teils in Paraffin, teils in Olivenöl. Von Kohlenwasserstoffen berücksichtigte ich: Paraffin, Petroleum, Benzin, Petroläther, Xylol und Benzol.

Als Untersuchungsobjekte benutzte ich folgende Pflanzen:

Keimlinge: *Pisum*, *Vicia*, *Cucurbita*, *Sinapis*, *Brassica*, *Mentha silvestris*, *Pinus Pinea*, *Pinus silvestris*;

Zweige und Blätter: *Salvia*, *Rosmarinum*, *Lavandula*, *Pinus pinaster*, *Pin. silv.*, *Abies pectinata*, *Tradescantia*, *Begonia parvifolia*, *Camphora offic.*, *Laurus nobilis*;

ferner *Primula sinens.* und *obconica*, *Pelargonium*;

Moose: *Bryum*, *Ceratodon*, *Barbula*;

Pilze: *Aspergillus niger*, *Penicillium glaucum*.

### Methoden.

#### Versuche über die Wirkung flüchtiger Stoffe.

Für diese Untersuchungen wählte ich eine Anzahl gleich großer Glasglocken, die auf abgeschliffene Glasplatten aufgesetzt wurden. Um den Versuchspflanzen, die in kleinen Töpfchen mit Erde oder Sägespänen gezogen waren, beim Aufenthalt unter der Glocke etwa dieselben Verhältnisse wie in freier Luft zu gewähren, mußte für Entfernung der durch die Atmung ausgeschiedenen Kohlensäure gesorgt werden. Das geschah durch Einsetzen von flachen Schälchen mit etwa 25proz. Kalilauge. Durch Verdampfen der in den Blumentöpfen und den Schälchen mit Kalilauge enthaltenen Feuchtigkeit, ferner aber auch durch die Transpiration der Pflanze selbst enthält der Raum unter der Glocke bedeutende Mengen von Wasserdampf. Um dem ätherischen Öle die Gelegenheit zur Erreichung der vollen Dampfspannung zu geben, erwies es sich als notwendig, den Wasserdampf



ein kleines Weithalsglas voll Chlorcalcium unter die Glocke, das zuvor frisch gegläht war.

Um den verbrauchten Sauerstoff wieder ersetzen zu können, verband ich die Glasglocke mit einer Vorlage, die Sauerstoff enthielt. Zur Regulierung war zwischen Glocke und Vorlage eine Quecksilbersperre eingeschaltet, deren Spiegel mit Wasser bedeckt war. Das Vorlagegefäß enthielt noch ein zweites Glasrohr, das bis zum Boden führte und durch eine fein ausgezogene Spitze das Nachsaugen von Luft in die Vorlage gestattete. Auf diese Weise wurden gleichzeitig ungünstige Spannungen innerhalb der Versuchsglocke vermieden.

Zum luftdichten Abschluß der Glocke auf der Glasplatte verwandte ich anfänglich ein Fettgemisch. Letzteres absorbiert jedoch ein gut Teil des Öldampfes, wird dadurch weichflüssig und verbreitet sich über die ganze Platte hinweg. Ich nahm später in fast allen Fällen Glycerin. Das erreichte Resultat entsprach im allgemeinen den Erwartungen. Wenn durch Anwesenheit reichlicher Mengen von austrocknenden Stoffen, wie Chlorcalcium oder gebranntem Kalk, für genügende Entfernung des Wasserdampfes in der Glocke gesorgt wurde, so fand keine wesentliche Absorption von Öldampf statt. Erst durch einen gewissen Wassergehalt wird das sehr hygroskopische Glycerin befähigt Öldampf in sich aufzunehmen. In kritischen Fällen wurde deshalb Kobaltpapier zur Feststellung des Feuchtigkeitsgrades herangezogen.

Das Einbringen von flüchtigen Stoffen geschah meist so, daß fächerartig gefaltetes Fließpapier mit dem betr. Körper getränkt wurde. Die große Oberfläche gestattet ein schnelles Erreichen der Dampfspannung. Bei festen Körpern, wie Kampfer und Thymol, welche dampfförmig wirken sollten, nahm ich Uhrschalen, beschickte dieselben mit einigen Stücken des betr. Körpers, übergoss zur Gewinnung einer großen Oberfläche mit einem Lösungsmittel und ließ dasselbe dann schnell abdunsten.

Bei allen von mir angestellten Versuchen war es nötig, Kontrollpflanzen in ölfreien Glocken zu halten, da immerhin eine Schädigung bei den veränderten Lebensbedingungen möglich war.

Der Platz, der den Glocken angewiesen wurde, war ein Ostfenster für die selbst Öl produzierenden Pflanzen, während bei allen Versuchen mit künstlicher Zufuhr der flüchtigen Stoffe die Glocken im Zimmer, den Sonnenstrahlen nicht direkt erreichbar, standen.

Als Kriterium für eingetretene Schädigungen diente bei Massenkulturen der Augenblick des Absterbens von mindestens der Hälfte



in eine gesättigte Kupferacetatlösung.<sup>1)</sup> Bei Vorhandensein von Harzen bilden diese ein intensiv grün gefärbtes Kupfersalz.

### Einführungsversuche von Paraffin in Moose.

Derartige Versuche wurden mit *Bryum caespitium*, *Barbula muralis* und *Ceratodon purpureus* vorgenommen, also Objekten, die das Austrocknen vertragen.

Die Vorversuche an trockenem Material machte ich derart, daß ich die Moospflänzchen im Warmzimmer an der Luft austrocknen ließ. Bevor ich diese nun in Schälchen mit alkannarotem Paraffin hineingab, überzeugte ich mich an verschiedenen Exemplaren, ob nach Einweichen in Wasser und darauffolgendem Behandeln mit Salpeterlösung auch deutliche Plasmolyse eintrat, die dann durch Wiederbehandeln mit Wasser zurückgehen mußte. Beim Einbringen in Paraffin saugten sich die trockenen Pflänzchen sofort damit voll und wurden von anhaftender Luft durch Auspumpen befreit. Nach dreistündigem Verbleiben im Paraffin wurden die ersten Probepflanzen daraus entnommen, auf Fließpapier abgetupft und wieder in Wasser überführt.

Außer diesen getrockneten verwandte ich vor allem frische Exemplare. Die Behandlung war hierbei folgende: Auf einen Objektträger wurde ein Glasring aufgekittet, der entstandene Raum mit Paraffin gefüllt und mit einem Glimmerplättchen bedeckt. Dieses Plättchen war mehrfach fein durchlöchert; durch seine Öffnungen steckte ich frische Moospflänzchen ohne Wurzel in nur kräftigen Exemplaren derart ein, daß die Schnittstelle ins Paraffin hineintauchte. Ich machte mehrere solche Objektträger fertig und stellte sie teils staubgeschützt frei auf, teils brachte ich dieselben in einer feuchten Kammer unter. Im ersteren Falle traten bald Schrumpfungen ein, trotzdem die Präparate kühl standen. Die feuchtgehaltenen Moospflänzchen blieben turgescent und erschienen äußerlich mit kleinen Paraffintröpfchen bedeckt. Sie wurden deshalb leicht mit Fließpapier abgetupft, dann eine Zeitlang in Wasser gelegt und schließlich mit Hilfe von Plasmolyse etc. untersucht.

### Versuche über Wachstum von Pilzen in Gegenwart von Kampfer.

Die Versuchsanordnung hierbei war folgende: Die Erlenmeyerschen Kölbchen, die eine der üblichen schwach sauren Nährflüssig-

1) Vgl. Zimmermann, Mikrotechnik 1892, § 145, pag. 88.

keiten enthielten (C-quelle = Zucker 3%, N-quelle = Pepton  $\frac{1}{2}$ %), wurden mit Wattepfropfen verschlossen. Zur Impfung dienten Sporen von *Aspergillus niger* und *Penicillium glaucum*. Die Kölbchen setzte ich unter Glocken, die luftdicht in der früher beschriebenen Weise abschlossen und mit einem Schälchen beschickt waren, das den Kampfer teils fest, teils in Form von Kampferwasser enthielt. Letzteres hatte ich derart dargestellt, daß Kampfer zerrieben in eine gut schließende Flasche voll Wasser gegeben wurde und unter gelegentlichem Schütteln längere Zeit stehen blieb. Ihren Platz fanden die Glocken im Warmzimmer.

Bei den Versuchen, bei denen gleich mit der Impfung Kampferwasser zugesetzt wurde, erhielt ich anfänglich bakterielle Trübungen. Das Kampferwasser gleich mit der Nährlösung zusammen zu sterilisieren, war kaum möglich, da hierbei der Verlust an Kampfer zu groß gewesen wäre. Ich half dem so ab, daß ich in die betr. Kölbchen von Anfang an zu dem aus Nährlösung und Kampferwasser bestehenden Inhalt etwas festen Kampfer gab. Diesen Kampfer tauchte ich dadurch unter, daß ich ihn in ein kleines mit Glaskügelchen beschwertes Siebdöschen steckte, das völlig unter dem Flüssigkeitsspiegel lag. Dadurch wurde gleichzeitig eine direkte Berührung zwischen Kampfer und Sporen verhindert.

### Versuche über die Wirkung ätherischen Öles auf Drüsenhaare.

Die Untersuchung des Einflusses von flüchtigem Öle auf Drüsenhaare geschah derart, daß Schnitte durch die Teile der drüsenhaartragenden Pflanzen gemacht wurden. Diese Schnitte wurden mit sehr wenig Wasser so auf Deckgläser aufgesetzt, daß die Haare in Berührung mit der Luft blieben. Andererseits hatte ich Glasringe mittels Wasserglas auf Objekträger festgekittet. Innerhalb dieser Ringe befanden sich aus ungeleimtem Kartonpapier ausgeschnittene Scheiben, die mit ätherischem Öle getränkt waren. In der Mitte der Papierscheiben war ein Loch ausgestanzt, das genügend groß war, um Licht für mikroskopische Untersuchungen durchzulassen. Auf derart vorbereitete Glasringe setzte ich die Deckgläser mit den Schnitten auf, nachdem vorher der abgeschliffene Rand des Ringes mit Vaseline eingefettet war, um einen möglichst luftdichten Verschluss und die volle

## Versuche einseitiger Öldampfwirkungen und Studium der eingeschlagenen Wege.

Bei allen bisherigen Versuchen war stets eine allseitige Zufuhr der flüchtigen Untersuchungstoffe in Anwendung gekommen. Um nun auch einseitige Einwirkungen beobachten zu können, verfuhr ich folgendermaßen: Blätter von *Tradescantia* wurden mit einem ziemlich (ca. 3—4 cm) langen Stengel in ein wassergefülltes Gläschen mit durchbohrtem Stopfen fest eingesteckt. Die Spitze des Blattes wurde in einem gespaltenen Kork, der in entsprechender Entfernung auf einem zweiten Fläschchen saß, leicht eingeklemmt, derart, daß das Blatt seine Spreite vertikal darbot. Gegen diese Blattoberseite wurde ein Weithalsglas mit der Öffnung leicht ange-drückt, das mit terpen-tinölgetränkten Fließpapierstreifen angefüllt war. Eine direkte Berührung zwischen Blatt und Öl war so ausgeschlossen, ein leichtes Einfetten des Glasrandes mit Vaseline schützte vor größeren Verlusten an Terpentindampf. Einen leichten Gegendruck auf der Rückseite des Blattes erzielte ich durch einen lockeren Wattebausch, der ebenfalls in einer Flasche befestigt war.

Um das Durchdringen des Öldampfes durch Zwischenschichten zu beobachten, wurde ein Stück dünnsten sog. Seidenpapiers, sowohl trocken als auch genäßt, zwischen Blatt und Glasöffnung eingeschaltet. In derselben Weise wurden auch Kartoffelschalen und ebenso die Rinde von *Cytisus Laburnum* benutzt.

Ferner stellte ich Versuche an, bei denen *Tradescantiablätter* mit Gelatineüberzug versehen waren, der, um Austrocknen und Spaltbildung zu verhüten, einige Tropfen Glycerinzusatz erhielt.

Bemerkt sei noch, daß alle diese Versuche bei einer Temperatur von 17° C. vorgenommen wurden.

### Versuchsergebnisse.

Die ersten Versuche, die ich anstellte, betrafen Untersuchungen über die Wirkung verschiedener ätherischen Öle auf Keimpflanzen von *Brassica nigra* und *Sinapis alba*.

Die Töpfchen, die in die nach oben angegebener Methode vorbereiteten Glocken eingesetzt wurden, enthielten Massenkulturen, ca. 40 Stück per Glocke, und zwar etwa 14 Tage alte, 10—12 cm hohe Pflänzchen.

Das erste Zeichen des Eindringens von ätherischem Öldampf war eine fahle gelbliche Färbung, die allgemein sehr schnell eintrat. Allmählich wurden die Anzeichen des Hinsterbens deutlicher, die



Blätter färbten sich bräunlich bis braun, und bald brachen die Pflänzchen zusammen. Äußerlich erschienen sie mit kleinen Tröpfchen bedeckt, die deutlich saure Reaktion zu erkennen gaben. Die mikroskopische Untersuchung zeigte, daß die Zellen tot waren. Das Protoplasma hatte sich unregelmäßig zusammengezogen, und die hellgrüne Farbe der Chlorophyllkörner war in schmutziggelb übergegangen.

Den abgestorbenen Pflanzen haftete auch nach stunden-, selbst tagelangem Stehen noch ein deutlicher Geruch nach dem zur Anwendung gekommenen ätherischen Öle an. Ein mikrochemischer Nachweis dafür, daß ätherisches Öl ins Zellinnere gelangt war, ließe sich bei den geringen Mengen nicht erbringen, doch läßt die Erscheinung des Absterbens kaum einen anderen Schluss zu. In nachstehender Tabelle sind die Wirkungen verschiedener ätherischer Öle auf *Sinapis* und *Brassica* zusammengestellt; die Versuche wurden bei einer ungefähren Temperatur von 17° C. vorgenommen, direkte Besonnung war ausgeschlossen. Die Zeitangaben ergeben die Dauer des Versuches bis zum Absterben in Stunden ausgedrückt:

Tabelle I. — Zeitdauer der Versuche bis Eintritt des Todes.

Ätherisches Öl	<i>Sinapis</i> (in Stunden)	<i>Brassica</i> (in Stunden)
<i>Eucalyptus globulus</i> . . . . .	5	5—6
<i>Citrus vulgaris</i> . . . . .	5	6
<i>Salvia officinalis</i> . . . . .	36	40
<i>Thymus vulgaris</i> . . . . .	32	32
<i>Origanum vulgare</i> . . . . .	27	30
<i>Mentha piperita</i> . . . . .	32	33
<i>Pinus silvestris</i> . . . . .	5½—6	6
Bittermandelöl (HCy-frei) . . . . .	5½—6	6
Terpentinöl . . . . .	4½—5	5
„ (20%) mit Colophon . . . . .	130	—
„ (40%) „ „ . . . . .	32	32
„ (25%) „ Olivenöl . . . . .	92	—
„ (50%) „ „ . . . . .	28	34
Lärchenterpentin <sup>1)</sup> ( <i>Terebinthina laricina</i> ) . . . . .	165	—
Kampfer . . . . .	18	20
Thymol . . . . .	8	8

1) Der Lärchenterpentin enthält nach neueren Bestimmungen 15—16% eines leichtflüchtigen u. 5—6% eines schwerflüchtigen Öles [nach Tschirsch u. Weigel<sup>1)</sup>.]

1) Tschirsch u. Weigel, Über Harzbalsam von *Larix decidua* etc. Archiv

Fernerhin untersuchte ich die Einwirkungen einiger flüchtigen Stoffe auf verschiedene andere Pflanzen. Mit Ausnahme von *Vicia faba*, die in Töpfchen mit Sägespänen gezogen war, kamen abgeschnittene Zweigstücke in Gläsern mit feuchtem Sand gehalten zur Verwendung. *Pinus Pinea* wurde in Form von etwa sechs Wochen alten Keimpflanzen zum Versuch herangezogen.

Tabelle II.

Untersuchungspflanze	Flüchtiger Körper	Zeit des Absterbens (in Stunden)
<i>Tradescantia viridis</i> . . . .	<i>Pinus silvestris</i> -Öl	11—12
" <i>zebrina</i> . . . .	"	12
"    "    . . . .	Terpentinöl	10
" <i>viridis</i> . . . .	"	12
<i>Salvia officinalis</i> . . . .	"	22
<i>Mentha piperita</i> . . . .	"	24
<i>Begonia parvipeltata</i> . . . .	Thymol	14
<i>Pinus Pinea</i> . . . .	Kampfer	72
		(Stengel noch nicht tot)
<i>Abies pectinata</i> . . . .	"	122
<i>Laurus nobilis</i> . . . .	"	80
<i>Vicia faba</i> . . . .	"	42 (unterer Teil des Stengels noch nicht tot)
<i>Origanum vulgare</i> . . . .	Senföl .	18
<i>Lavandula vera</i> . . . .	"	22
<i>Mentha piperita</i> . . . .	"	19—20
"    "    . . . .	Zitronenöl	23
<i>Origanum vulgare</i> . . . .	"	24
<i>Lavandula vera</i> . . . .	"	27
<i>Pinus silvestris</i> . . . .	Terpentinöl	56 (63)
<i>Pinus Pinaster</i> (Treibhaus) . . . .	<i>Pinus silvestris</i> -Öl	{ 24 Beginn 42 Ende

Bei längerer Aufbewahrung nehmen die ätherischen Öle Sauerstoff aus der Luft auf; einen Teil des O<sub>2</sub> wandeln sie in Ozon (O<sub>3</sub>) um. Ein typisches Beispiel hierfür bildet das Terpentinöl, das bei Zutritt von Licht und Luft stets einen Gehalt an Ozon erkennen läßt. Diese Tatsache mußte bei meinen Untersuchungen berücksichtigt werden; denn noch ganz abgesehen von dem schon im Öl vorhandenen Ozon bot die Anordnung meiner Versuche alle zur Ozonbildung nötigen Bedingungen. Und welch bedeutende Giftwirkung Ozon allein schon auf die Zelle auszuüben vermag, hat bereits Pfeffer<sup>1)</sup> gezeigt.

1) Pfeffer, Beiträge zur Kenntnis der Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen, 1889, pag. 55.



Katalysator wirkenden Metallsalzes, wie Ferrocyankalium, sofort gebläut wird.

Weitere Untersuchungen betrafen die Wirkungen, die ätherisches Öl auf die Pflanzen ausübt, aus denen es dargestellt wird.

*Pinus silvestris* kam in Form abgeschnittener junger Zweige, dann als 8—10cm hohes Keimpflänzchen und schliesslich als ganze Pflanze zur Anwendung, die ich in Exemplaren von 15—25cm Höhe und schon holzigem Stämmchen der Letzlinger Heide entnommen hatte.

Tabelle III. — Zeitdauer des Absterbens von Pflanzen im eigenen, künstlich zugeführten Öldampf.

Name der Pflanze	Absterben in Stunden	Name der Pflanze	Absterben in Stunden
<i>Sinapis alba</i> (Keimpflanze)	7	<i>Origanum vulgare</i> . . .	76
<i>Mentha piperita</i> ( . . . )	74	<i>Lavandula vera</i> . . .	140
<i>Pinus silvestris</i> (zarte . . . )	22	<i>Camphora officin.</i> . . .	60
. . . (kräftige . . . )	75	<i>Citrus vulgaris</i> . . .	60
. . . (Zweige) . . .	66		

Für die letzte Versuchsgruppe lautete die Frage dahin, ob es möglich sei, dass eine ätherisches Öl liefernde Pflanze so viel davon produziert, dass dieses bei entsprechender Versuchsanordnung durch eine reichliche Ansammlung unter der Glocke auf die Pflanze selbst schädigend einwirkt. Zu jeder Versuchspflanze wurde zur Kontrolle noch eine Kultur *Brassica* mit unter die Glocke gegeben. Die Versuche wurden stets gleichzeitig mehrmals angestellt. Ferner sei bemerkt, dass die Versuche an hellen Tagen des Juni und Juli im Zimmer von durchschnittlicher Temperatur von 17—18° C. vor sich gingen.

Tabelle IV. — Versuche über die Möglichkeit einer Selbstschädigung.

a) Ölpflanze, b) Kontrollpflanze	Absterben nach Tagen
{ a) <i>Dictamnus</i> . . . . .	{ 12 Tage
{ b) <i>Brassica</i> . . . . .	{ gelb am 4. Tg., verkümmerte dann.
{ a) <i>Salvia</i> . . . . .	{ 11 Tage
{ b) <i>Brassica</i> . . . . .	{ 3¾ Tage
{ a) <i>Mentha piperita</i> . . . . .	{ 11 Tage
{ b) <i>Brassica</i> . . . . .	{ 5 Tage
{ a) <i>Pinus silvestris</i> . . . . .	{ beide unverändert nach Been-
{ b) <i>Brassica</i> . . . . .	{ digung sämtlicher Versuche.
{ a) <i>Camphora offic.</i> . . . . .	{ 15 Tage
{ b) <i>Brassica</i> . . . . .	{ schwach gelb am 7. Tage.



ca. 20 % flüchtiges Öl enthält, aber trotzdem noch zu zähflüssig ist, um mittels Papierstreifen in die Stengeleinschnitte eingeführt zu werden. Als Lösungsmittel benutzte ich Terpentinöl, Olivenöl und Paraffin, und zwar setzte ich diesen 40 % Balsam zu. Bei den Pflanzen, die mit ätherischer Terpentinauflösung behandelt waren, machte sich bald ein Aufsteigen der zuvor rotgefärbten Lösung bemerkbar; jedoch schon nach wenigen Stunden zeigten sich die verletzten Partien des Stengels bräunlich gefärbt, sie wurden weich, und die Pflanze knickte an der Einführungsstelle um.

Querschnitte zeigten alle Zellen als abgestorben, die Lücken zwischen den letzteren enthielten die rötlichen Tropfen der Einführungsflüssigkeit. Im Innern der geschrumpften Zellen waren jedoch derartige Tröpfchen nicht nachzuweisen. Ebenso schädigenden Einflufs, wenn auch erst nach späterer Zeit, rief auch die Einführung der ätherischen Balsamlösung in gespaltenen *Pinus silvestris*-Zweigen hervor.

Ich löste deshalb den Balsam in Olivenöl, und die Behandlung hiermit wurde 2—3 Tage ohne besondere Schädigung ertragen. Am vierten Tage aber machten sich alle Anzeichen des Verfalls geltend. Bei diesen Versuchen zeigte es sich als praktisch, den Längsschnitt nicht durch die Mitte, sondern mehr seitlich durchs Parenchym zu führen. Bei mäfsiger Balsamzuführung wurde dann nur die kleinere Hälfte davon durchdrungen, während die gröfsere Hälfte frisch blieb und zur genügenden Wasserversorgung beitrug.

Ausgesucht kräftige Exemplare von *Pisum* und *Cucurbita* wurden nach zwei Tagen untersucht. Ich fertigte Längsschnitte der über der Einschnittsstelle liegenden Partien an. Diese Schnitte behandelte ich mit Cyaninwasser, das durch Mischen von einigen Tropfen alkoholischer Cyaninlösung mit viel Wasser bereitet war. Dabei konnte ich zwar eine dunkelblaue Färbung des Interellularinhalts konstatieren, jedoch enthielten die Zellen im Innern nur kleine lichtbrechende Tröpfchen, die ungefärbt erschienen. Es lag hierbei nun die Möglichkeit vor, dafs der Farbstoff die Zellwand nicht so schnell oder gar nicht passieren kann und deshalb die Blaufärbung ausgeblieben war. Andererseits konnte es aber auch sein, dafs eine Trennung der eingeführten Flüssigkeit in fettes Öl und Balsam stattgefunden hatte. Untersuchung der Tröpfchen mittels Osmiumsäure ergab eine Schwarzfärbung als Reaktion für Fett, eine Tatsache, die im Einklang steht mit den von R. H. Schmidt<sup>1)</sup> gemachten Beobachtungen, dafs fette

1) R. H. Schmidt, l. c. pag. 317 ff.

Öle leicht von der lebenden Zelle aufgenommen werden. Diese Schwärzung liefs jedoch keine Schlüsse auf das gänzliche Freisein des Oles von harzigen Bestandteilen zu. Erst durch Behandeln zerschnittener Stengelteile mit konzentrierter Kupferacetatlösung nach Unverdorben-Franchimont'scher Methode gelang es sicher nachzuweisen, dafs die Öltropfen keinerlei Harz enthielten.

Die Behandlung mit Paraffinauflösung des Balsams erzielte ein betreffs Aufnahme in die Zelle völlig negatives Ergebnis. Selbst vom Paraffin waren keine Spuren in den Zellen aufzuweisen, und alle weiterhin angestellten Versuche der Einführung von 20proz. Colophon- und Asphaltauflösung in Olivenöl und Paraffin bestätigten das obengenannte Resultat. Gegenversuche nur mit Paraffin zeigten selbst 15—20 cm über der Einschnittstelle in den meisten Interzellularen perl-schnurartige Aneinanderreihungen von Paraffintropfen. In den Zellen selbst war nichts davon nachzuweisen, ein Resultat, welches auch die diesbezüglichen Angaben von R. H. Schmidt<sup>1)</sup> bestätigt.

Die Behandlung mit Paraffin und Colophon wurde in einzelnen Fällen mehrere Tage hindurch von den Pflanzen ausgehalten, wenn eben der Schnitt so geführt war, dafs die Durchtränkung der Schnittstellen mit der Harzlösung keine vollständige war, sondern wenigstens in einer Hälfte die Wasserzufuhr aus dem Boden gestattet.<sup>2)</sup> Erwähnen möchte ich noch, dafs von colophonhaltigem Olivenöl die Hauptmenge des Fettes nach mehreren Tagen in die Zellen aufgenommen ist; der harzige Rest dagegen bildet allmählich in den Interzellularräumen kleine Kristalle von Nadelform, die vermutlich aus den Harzsäuren des Colophons, wie Abietin-, Silvinsäure und Pininsäure, bestehen.

### Versuche mit Kohlenwasserstoffen.

Um die Wirkung von flüchtigen Kohlenwasserstoffen auf die Pflanze zu beobachten, stellte ich Versuche mit Kulturen von Sinapis und Brassica unter Glocken an und zwar in der bei den Untersuchungen über Öldampf angegebenen Weise.

Von Kohlenwasserstoffen der Reihe  $C_nH_{2n+2}$  benutzte ich Petroläther, Benzin und Petroleum, die als Gemenge verschiedener Kohlenwasserstoffe anzusehen sind und nach ihren Siedepunkten getrennt werden. Von denen der Reihe  $C_nH_{2n-6}$  wählte ich Benzol und Xylol. Ausserdem zog ich noch zwei andere aromatische Körper, Anilin und

1) R. H. Schmidt, l. c. pag. 329.

Phenol, zum Vergleich heran, deren Siedepunkt wenig oberhalb dem der meisten ätherischen Öle liegt. Die Ergebnisse habe ich in folgender Übersicht zusammengestellt:

**Tabelle V. — Zeitdauer der Versuche bis zum Absterben.**

Kohlenwasserstoff	Sinapis (in Stunden)	Brassica (in Stunden)
Petroläther . . . . .	16	18—19
Benzin . . . . .	18	20
Petroleum . . . . .	152	156
Benzol . . . . .	3 $\frac{1}{2}$	3 $\frac{1}{2}$ —4
Xylol . . . . .	4 $\frac{1}{2}$	5
Anilin . . . . .	(5)	(5)
Phenol . . . . .	(12)	(12)

Ich untersuchte fernerhin die Einwirkung eines hochsiedenden (360° C.) Kohlenwasserstoffes, des flüssigen Paraffins. Um das Eindringen der farblosen, öartigen Flüssigkeit leicht beobachten zu können, wählte ich als Untersuchungsmaterial einige Moose, deren dünne Blättchen ohne weiteres eine mikroskopische Untersuchung erlauben. Bei den Experimenten mit trockenem Material waren zwar nach 3—4stündigem Aufenthalt in gefärbtem Paraffin die Pflänzchen völlig damit durchtränkt, jedoch das nach dem Abtupfen mit Fließpapier vorgenommene Einwässern änderte das gänzlich. Die künstlich untergetauchten Pflänzchen imbibierten sich sofort mit Wasser und deutlich sah man kleine rote Tröpfchen aufsteigen und sich oben ausbreiten.

Nach mehrstündigem Liegen im Wasser ergab die mikroskopische Untersuchung, daß nur einige wenige Zellen Paraffintropfen enthielten. Behandlung mit 5proz. Salpeterlösung zeigte, daß es sich in solchen Fällen um Zellen mit nicht mehr lebendem Plasma gehandelt hatte. Auch die Versuche an frischen Moospflanzen ergaben kein anderes Resultat. Durch die Leitbündel war, wie sich auch makroskopisch beobachten liefs, reichlich Paraffin in den Stengel aufgestiegen. Die mikroskopische Untersuchung bewies, daß die Inter-cellulargänge reichlich mit Paraffin gefüllt waren, ein Eindringen von Tröpfchen war nur sporadisch zu konstatieren und dann stets zwischen Zellwand und abgehobenem Plasma. Ähnliche Bilder, wie sie die Behandlung von Bryum mit Ölsäure ergibt, waren nicht zu erzielen.

Ich möchte also die Frage einer Paraffinaufnahme in die lebende Zelle verneinen.





Die in vorstehender Tabelle gegebenen Resultate zeigen einen bemerkenswerten Unterschied in der Wirkung zwischen Kampferwasser und festem Kampfer. Während in Glocken mit der hohen Dampfspannung des festen Kampfers selbst bei den Kulturen Nr. 1, also ohne Kampferwasser, die Sporen bei Optimaltemperatur kaum über das Auskeimen hinwegkommen, ergeben die entsprechenden Versuche mit Kampferwasser sogar Rasen- bzw. Inselbildung. Fruktifikation war allerdings nur vereinzelt zu konstatieren, hierzu trägt einmal wohl die geringere Dampfspannung des Kampferwassers und der größere Gehalt an Wasserdampf in der Glocke bei. Das Kampferwasser enthält nur eine begrenzte Menge von Kampfer, die mit der Zeit auch schwindet. Bei Gegenwart von Kampfer wird dagegen Sättigung erhalten. Gegenversuche mit Kampferwasser sowohl als auch wässerigen Lösungen von ätherischen Ölen zeigten, daß dieselben auf abgeschnittene Zweige von *Tradescantia* innerhalb von Glocken zwar noch schädigend einwirken; beim Einstellen von *Tradescantia* in solche Lösungen an freier Luft hielten sich die Zweige lange Zeit hindurch frisch.

#### Wirkung des ätherischen Öles auf Drüsenhaare.

Zur Untersuchung zog ich ferner Drüsenhaare heran, die ein günstiges Material zu ständiger mikroskopischer Kontrolle abgaben. Ich wählte Haare von *Primula* und *Pelargonium* und zwar in den verschiedensten Stadien, teils mit, teils ohne Köpfchen. Bei manchen Drüsenhaaren hatte sich unter der Cuticula noch kein Sekret abgeschieden, bei anderen erschien der Zwischenraum zwischen Endzelle und Cuticula bereits mit gelbem Sekret erfüllt.

Da nun die Dämpfe ätherischer Öle in diesem Sekret löslich sind, lag die Möglichkeit vor, eine etwaige Zunahme mikrometrisch zu bestimmen und dadurch die Aufnahme des Öldampfes zu beweisen. Die ganze Versuchsreihe ergab aber kein befriedigendes Resultat. Die Giftwirkung der Dämpfe ist eine viel zu hohe. Bereits nach sehr kurzer Zeit waren alle Drüsenhaare abgestorben. So hörte z. B. in der Terpentinölatmosphäre schon nach einer Stunde die Plasmaströmung auf. Bald traten auch Schrumpfungen ein. So möchte ich denn die Fälle, bei denen ich eine Sprengung der Cuticula und einen Erguß des Sekrets beobachten konnte, nicht auf eine meßbare Öldampfspeicherung zurückführen. Ich sehe diese Erscheinung nur als eine Folge der Veränderungen an, die das Drüsenhaar beim Absterben erleidet. — Bemerkt sei noch, daß die basalen Zellen der Haare schneller geschädigt wurden als die Endzellen.

## Über einseitige Öldampfwirkungen.

Aus den in Tab. II gegebenen Zahlen geht hervor, daß *Tradescantia zebrina* und *viridis* im Terpentindampf in 10 bzw. 12 Stunden abstarben. Um zu beobachten, welchen Weg der Öldampf in die Blätter hinein nimmt und inwieweit die meisten auf der Unterseite der Blätter befindlichen Spaltöffnungen für das Eindringen des ätherischen Öles in die Interzellulargänge und von da ins Zellinnere von Wert sind, stellte ich folgenden Versuch an. Ein Blatt von *Tradescantia zebrina* wurde unterseits mit flüssiger Gelatine überzogen, so daß die unterseitigen Spaltöffnungen gänzlich verdeckt waren. Das Einströmen des Dampfes mußte nunmehr durch die spaltöffnungsfreie Cuticula der Oberseite erfolgen. Im terpentindampfgesättigten Raume war das Blatt nach 18 Stunden tot. Der Gegenversuch, bei dem die Oberseite überzogen wurde, ergab, daß das Absterben etwas schneller, in 14–15 Stunden, erfolgte. Da dieser Versuch deutlich auf den Einfluß der Spaltöffnungen hinwies, ließ ich zunächst einseitig in der früher geschilderten Weise Terpentindampf auf die Oberseite einwirken. Und hier, wo die Möglichkeit einer Durchlüftung des Blattes gegeben war, zeigten sich auch erst am zweiten Tage größere braune Stellen. Brachte ich nun zwischen Blatt und Terpentinquelle ein genügend großes Stück trockenes Seidenpapier, so war das Resultat etwa dasselbe; wurde jedoch dieses Papier durch herabfließendes Wasser stets feucht gehalten, so trat Mißfärbung und Absterben erst nach drei Tagen ein. Überziehen mit Gelatinelösung erlaubte eine Einwirkung von  $6\frac{1}{2}$  Tagen. Weitere Versuche stellte ich mit Einschalten von Korkschichten an. Nun ist zwar Kork keineswegs ganz impermeabel für ätherisches Öl und seine Dämpfe, das beweist jede mit einem Korkstopfen versehene ätherische Ölflasche, ferner auch ein Versuch, den Zacharias<sup>1)</sup> beschrieben hat.

Ein ganz lückenfreies Stück Kartoffelschale, das vorher zur Abtötung allen Protoplasmas gekocht worden war, zeigte, daß es möglich ist, die Einwirkung des Öldampfes auf das *Tradescantiablatt* so herabzusetzen, daß auch nach 12 Tagen die beeinflusste Stelle ganz frisch war. Das an der Spitze des Blattes beginnende Abtrocknen veranlaßte mich, diesen Versuch abubrechen. Erwähnt sei, daß innerhalb dieser Versuchszeit kein Unterschied zwischen

1) Zacharias, Sekretbehälter mit verkorkten Membranen. Bot. Ztg. 1879,

trockener und stets feucht gehaltener Kartoffelschale beobachtet werden konnte.

Dasselbe Resultat ergab auch die Zwischenschaltung der abgezogenen Rinde von *Cytisus Laburnum*.

Wie günstig überhaupt die Rindenschicht darunterliegende Teile schützt, das zeigten Zweigstücke von *Ribes*, die mit einem Ende in ein Gläschen voll Wasser tauchten, dessen durchbohrten Kork sie fest verschlossen. Wenn die Schnittfläche des frei herausragenden Teiles mit etwas Ton verklebt wurde, so hielten sich die Versuchsobjekte wochenlang unter der Terpentinglocke. Zog man aber die Rinde des überstehenden Zweigendes vorsichtig ab, so trat bereits nach weniger als 24 Stunden Braunfärbung und Absterben ein.

### Schlussbetrachtung.

Nach Schilderung vorstehender Versuche möchte ich noch vor der Zusammenfassung der Resultate einige Bemerkungen anknüpfen.

Sämtliche Versuche über den Einfluss ätherischen Öles auf die Pflanzen hatten eine starke Giftwirkung ergeben. Nun ist aber jede Giftwirkung, die als Eintritt einer funktionellen Störung im Organismus spez. im Protoplasten anzusehen ist, nur möglich, wenn eine spezifische Wechselwirkung zwischen dem Gift und dem Protoplasma stattfindet.<sup>1)</sup> Das würde also in diesem Falle das Eindringen von Öldampf ins Zellinnere durch Membran und Hyaloplasmahaut hindurch voraussetzen. Es findet demnach eine Aufnahme von Öldampf statt, durch die die Giftwirkung ausgeübt wird. Dafs in der Tat ein Teil des Öldampfes verbraucht wird, beweist folgender Versuch, der allerdings nur auf einer Zeitvergleichung beruht. Eine quantitative Bestimmung des Verbrauches kann aber überhaupt als ausgeschlossen gelten.

Unter zwei gleich grossen Glocken, deren eine zwei Keimpflänzchen von *Brassica*, deren andere aber ca. 200 Stück enthielt, starben nach Zusatz von Terpentinöl in gleicher Menge und bei gleicher Oberfläche die beiden Pflänzchen der ersten Glocke früher als die Massenkultur. Bemerkt sei, dafs gleichzeitig mehrere Glocken mit nur zwei Pflänzchen zur Kontrolle beschickt wurden, ferner, dafs bei den Glocken, welche die Massenkultur enthielten, für Entfernung von Transpirationswasserdampf und Kohlensäure gesorgt wurde. Ausserdem wurde ein Parallelversuch in der Dunkelkammer angestellt.

---

1) Pfeffer, l. c. II pag. 332, 339.

Die Menge der von den Pflanzen der zweiten Glocken anfänglich aufgenommenen Dampfmoleküle ist jedenfalls in Vergleich zu den ersten Glocken sehr groß. Durch die Aufnahme ist aber die Dampfspannung innerhalb der Glocken verringert worden und der Verbrauch muß erst wieder ersetzt werden. Diese Wiederersetzung bis zur Erreichung der vollen Dampfspannung geschieht eben weit langsamer als das über dem Quecksilber des Barometers der Fall ist. Da es sich hier um einen Raum mit atmosphärischer Luft neben Öl- und Wasserdampf handelt, geht die Verdampfung bis zur vollen Spannung nur allmählich vor sich.

Auffallend ist die hohe Giftwirkung so geringer Mengen des Öldampfes. Bei Anwendung von tropfbar flüssigem ätherischem Öle werden verhältnismäßig bedeutende Quantitäten zur Schädigung verbraucht. Setzt man z. B. auf die Oberfläche eines Blattes von *Tradescantia viridis* einen Tropfen Terpentinöl, so verbreitet sich dasselbe sofort nach allen Seiten. Nach Ablauf von  $1\frac{1}{2}$ —2 Stunden fangen die Blattränder an missfarbig zu werden und allmählich folgen dann einzelne Stellen der Blattspreite nach.

Welche Rolle bei diesen Versuchen die Cuticula spielt, zeigt sich bei Anwendung von Blättern der *Tradesc. zebrina*, die zwar sehr stark, aber nicht gleichmäßig cuticularisiert sind. Hier tritt nach einer Stunde dunkle Bräunung der weniger stark cuticularisierten Teile ein, während das Blatt an den übrigen Teilen nach 8 Stunden noch nicht tot ist.

Betrachtet man die Versuchsergebnisse der Einwirkung ätherischer Öle auf die Pflanzen, von denen sie abstammen, so erscheint es, als ob in der Tat die Pflanze gegen das eigene ätherische Öl resistenter sei als die fremden Pflanzen sind, selbst wenn diese nahe verwandt sind. Die Differenz in der Wirkung von Kampfer auf *Camphora officin.* und *Laurus nobilis* — beim ersten dauert es 68, beim zweiten 78 Stunden bis zum Absterben — möchte ich darauf zurückführen, daß *Camphora offic.* dem Gewächshause entnommen wurde, während *Laurus nobilis* an kalten Herbsttagen noch im Freien stand.

Die stetige Erwähnung von Kampfer in der Reihe ätherischer Öle rechtfertige ich dadurch, daß Kampfer direkt aus dem ätherischen Öle des Kampferbaumes durch postmortale Sauerstoffaufnahme entsteht.<sup>1)</sup>

---

Bemerken möchte ich auch noch, daß Wiederholung von Versuchen mit Terpentinöl auf *Pinus silvestris*, die im Sommer angestellt worden waren, im Dezember ein etwas günstigeres Ergebnis erzielten und zwar im Verhältnis 56:63 Stunden.

Bei den Untersuchungen über Wirkung von Kohlenwasserstoffen der Reihen  $C_nH_{2n+2}$  und  $C_nH_{2n-6}$  zeigte es sich, daß dieselben sehr giftig für die Pflanzen sind.

Es hat den Anschein als ob ein bestimmtes Verhältnis zwischen Giftigkeit und Siedepunkt besteht. Bei Kohlenwasserstoffen gleicher Reihen nimmt mit höherem Siedepunkt die Schädlichkeit ab.

Folgende Zahlen mögen das zeigen.

Petroläther S.-P.	55—60°	Sinapis stirbt nach	16 Stunden
Benzin	60—75°	"	20 "
Petroleum	über 150°	"	156 "
(Paraffin	über 360°; nicht flüchtig).		

Ähnlich liegen die Verhältnisse auch bei Kohlenwasserstoffen der Zusammensetzung  $C_nH_{2n-6}$ . Es sind natürlich aber noch verschiedene andere Faktoren, die außer diesen Werten der größeren Flüchtigkeit bzw. der Dampfspannung für die Unterschiede in der Giftwirkung ausschlaggebend sind. Bei allen diesen Körpern fällt es auf, daß die Giftwirkung insofern etwas anders als bei ätherischen Ölen ist, als nämlich die Pflanzen schon alle Anzeichen des Absterbens bieten, während kaum Gelbfärbung zu beobachten ist. Derartige Braunfärbungen, wie sie die Behandlung mit Terpentin- und Zitronenöldampf sehr bald erzielt, habe ich an den durch Kohlenwasserstoffdämpfe abgestorbenen Pflanzen nicht gesehen.

Es liegt nahe zu vermuten, daß die ätherischen Öle in der Pflanzenzelle verschiedenartige Wirkungen ausüben, die in erster Linie die Hemmung der Plasmataktivität zur Folge haben; die Zerstörung des Chlorophylls kommt erst an zweiter Stelle. Bei mikroskopischer Beobachtung von solchen Pflanzen, die mittels Kohlenwasserstoffen abgetötet waren, habe ich öfters gefunden, daß die Chlorophyllkörner zwar etwas umgeformt, aber dennoch grün erschienen.

Es muß als ausgeschlossen betrachtet werden, die Verhältnisse zwischen Siedepunkt und Giftwirkung bei Kohlenwasserstoffen etwa auf ätherische Öle verallgemeinern zu wollen. Denn die Werte für Verdampfungsfähigkeit laufen den Zahlen der Siedepunktgrade keineswegs parallel.



R. H. Schmidt hat nun in seiner schon öfters zitierten Arbeit über Aufnahme fetten Öles gezeigt, daß dieses bei der Wanderung von Zelle zu Zelle eine Zerspaltung in seine Komponenten, Fettsäuren und Glycerin, erleidet, und Pfeffer<sup>1)</sup> nimmt als Sitz dieser Zerlegung das Zellinnere an. Eine Einwirkung auf solche Fette, die sich außerhalb der Zelle befinden, tritt nicht ein, doch ist eine solche extracelluläre Zerspaltung von Fett bei Pilzen durch Schmidt gezeigt worden. Daß Pilze einen derartigen Einfluß, teils zerlegender, teils emulgierender Art, auf Paraffin und Harze ausüben könnten, war schon wegen der chemischen Indifferenz des Paraffins schwer denkbar. Dementsprechend ist auch das Resultat der Wachstumsversuche mit *Aspergillus niger* ein völlig negatives. In Berücksichtigung zu ziehen ist ferner, daß bei der Aufnahme von fettem Öle „die Bildung löslicher, seifenartiger Fettsäureverbindungen in Betracht kommt, welche höchst wahrscheinlich von einer teilweisen Emulgierung des Fettes begleitet ist.“<sup>2)</sup> Auch unter diesem Gesichtspunkte wäre dann die Nichtaufnahme von Paraffin und schwer verseifbaren Körpern wie Harz und Harzbalsam zu verstehen.

Was nun die Aufnahme von ätherischen Ölen anbelangt, so müßte man nach vorigem annehmen, daß die imbibierte Membran für diese ebenfalls impermeabel sei, wie überhaupt für die meisten unverseifbaren und nicht mit Wasser mischbaren Körper. Eine Erklärung findet die durch die Giftwirkung bewiesene Ölaufnahme darin, daß ätherisches Öl in Wasser nicht ganz unlöslich ist. Versetzt man nämlich Wasser mit  $\frac{1}{4}$  Prozent Öl und schüttelt kräftig um, so zeigt es sich, daß fast alle ätherischen Öle in diesem Verhältnis direkt mischbar bzw. löslich sind.

Der Öldampf tritt nach meinen Versuchen durch die Spaltöffnungen in die Gaswege ein und wird hier infolge der relativ großen Oberfläche von der imbibierten Zellwand schnell absorbiert und ist so in gelöstem Zustande befähigt, die Membran zu durchwandern. Das erklärt dann zugleich, daß das ätherische Öl in Dampfform seine Hauptwirkung entfaltet. Bei der schnell eintretenden Giftwirkung durch Berührung mit Öltropfen wirkt in erster Linie nur die Menge schädlich, die sich im Zellimbibitionswasser löst. Bei Pflanzenteilen, die sich durch eine starke Cuticula auszeichnen, kommt zuerst eine Giftwirkung durch die Spaltöffnungen hindurch in Betracht. Bei längerer Versuchsdauer wird aber auch die cuticularisierte Haut-

1) Pfeffer, l. c. Bd. I, pag. 478.

2) R. H. Schmidt, l. c. pag. 833; ferner Pfeffer, l. c. Bd. I, pag. 86.



schicht nicht widerstehen. Das zeigen die Versuche, bei denen die spaltöffnungsbesitzende Unterseite des Tradescantiablattes mit Gelatine überzogen war.

Es muß nun als ein gewisser Widerspruch zu den von mir beobachteten Giftwirkungen erscheinen, wenn man sieht, daß mitten im Gewebe der Pflanzen das Vorhandensein von ätherischen Ölen in besonderen Behältern keinerlei schädigenden Einfluß ausübt. Diese Behälter sind zwar meist mit einer Korksicht umschlossen, doch ist auch eine solche absolut nicht impermeabel für ätherische Öle. Es muß hier entweder eine besondere Schutzschicht oder aber eine Veränderung der Durchlässigkeit angenommen werden. Auch das Verhalten der Sekretbehälter, die Harzbalsam führen, würde für letztere Annahme sprechen.

Meine Versuche einer künstlichen Einführung von Harzbalsam hatten eine völlige Impermeabilität der imbibierten Membran ergeben; die Membranen der Epithelzellen, die den Harzgang umschließen, müssen aber dennoch durchlässig sein. Ich habe wiederholt beobachtet, im Gegensatz zu verschiedenen früher zitierten Autoren, daß die den Harzgang auskleidenden Zellen Harztröpfchen enthielten. Von hier aus können diese doch nur durch Wanderung in den Harzkanal gelangen. Bei den untersuchten jüngeren und älteren Coniferennadeln, besonders Pinus- und Abiesarten, blieben die Epithelzellen auffallend zartwandig. Diese Membranen möchte ich als permeabel ansehen.

Die Bildung von Harzen und Harzbalsamen ist aber auch leichter verständlich in den lebenden Zellen, die den Harzgang bilden, als in einer besonderen Schicht des Sekretbehälters, die wohl auch als „resinogen“<sup>1)</sup> bezeichnet worden ist. Der Harzgang als solcher hat ebenso wenig wie die Öl- und Harzbehälter Reste von Plasmamassen oder Zellkernen aufzuweisen, die auf eine eigene Lebenstätigkeit hindeuten. Ein solcher Mangel ist auch in verschiedenen Lehrbüchern<sup>2)</sup> betont worden.

### Zusammenfassung.

I. Die Giftwirkung der ätherischen Öle in Dampfform auf die Pflanze ist sehr groß; in flüssigem Zustand wirken die Öle geringer, ebenso wenn sie in Wasser gelöst sind.

1) Tschirch, l. c. pag. 338.

2) Sachs, Lehrbuch IV. Aufl., pag. 69 u. 84; de Bary, Vergleichende

II. Ölproduzierende Pflanzen sind gegen ihr eigenes Öl resistenter als fremde Pflanzen.

III. Ätherisches Öl wird in die lebende Zelle aufgenommen.

IV. Der Öldampf gelangt am schnellsten durch die Gaswege in die Pflanze.

V. Der Öldampf löst sich im Imbibitionswasser der Membran und gelangt so ins Zellinnere.

VI. Die Ölexhalation unter der Glocke scheint vermindert zu werden, wenn die Lebensbedingungen für die Ölpflanze ungünstig werden.

VII. Die Cuticula verlangsamt die Einwirkung des ätherischen Öles nur, hindert sie aber nicht.

VIII. Eine trockene Membran bietet einen geringeren Schutz als eine imbibierte.

IX. Flüchtige Kohlenwasserstoffe zeigen gleiche Wirkung wie ätherische Öle.

X. Aufnahme von gelösten Harzen in die lebende Zelle scheint bei künstlicher Zufuhr nicht möglich zu sein.

XI. Paraffin wird von Moosen und Pilzen nicht in die lebende Zelle aufgenommen.

---

Vorliegende Arbeit wurde im Laufe des Jahres 1902 im botanischen Institut der Universität Leipzig ausgeführt.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. Pfeffer für die gütige Überweisung der Arbeit und die wohlwollende Unterstützung meiner Studien auch an dieser Stelle meinen ehrerbietigen, aufrichtigen Dank auszusprechen. Ebenso bin ich dem I. Assistenten Herrn Dr. Klemm zu grossem Danke verpflichtet.

---

# **Experimentelle Untersuchungen über die Beschädigung der Blätter durch Wind.**

Von A. Hansen.

Hiezu Tafel I.

Schon vor Veröffentlichung meiner Arbeit über die Vegetation der ostfriesischen Inseln 1901<sup>1)</sup> hatte ich Vorbereitungen getroffen, der theoretischen Frage nach dem schädlichen Einfluß des Windes auf die Pflanzen experimentell näher zu treten. Es bedarf keines Hinweises, daß die genannte Arbeit, wie andere Untersuchungen von einigen einfachen Beobachtungen ausgehend, eine kritisch vorbereitende ist, in welcher ich jedoch zeigen konnte, welche Folgerungen aus der Verfolgung der Beobachtungen sich ableiten lassen. Es ist heutzutage nicht möglich und auch nicht üblich, mit einer Veröffentlichung bis zum völligen experimentellen Abschluß zu warten. Solches von einer Seite im vorliegenden Fall gestellte Verlangen ist daher ganz abnorm. Wenn ich meiner ersten Veröffentlichung nicht alsbald weiteres folgen liefs, so liegt der Grund in amtlichen Abhaltungen (durch das Universitätsrektorat 1901/02). Ich bin auch jetzt ungern daran gegangen, diese Mitteilung zu veröffentlichen und hätte sie lieber noch vervollständigt. Doch zwingt mich ein fortgesetzter Angriff zur Veröffentlichung, da ich so am besten weiterer Polemik, zu der ich zu meinem Bedauern gezwungen worden bin<sup>2)</sup>, enthoben werde.

Die Ergebnisse meiner Versuche sind mit einigen begründenden Zusätzen folgende:

Wir haben hier in Giefßen im Sommer häufigen Wind. So betrug z. B. die Zahl der völlig windfreien Tage im Juni und Juli 1901 nur drei. Sonst wurden Windstillen nur auf Stunden beobachtet.

---

1) Die Vegetation der ostfriesischen Inseln. Ein Beitrag zur Pflanzengeographie, besonders zur Kenntnis der Wirkung des Windes auf die Pflanzenwelt. Darmstadt 1901.

Ich durfte also hoffen, durch systematische Versuche eine klarere Antwort auf die Frage zu erhalten als durch bloße Beobachtungen an der Seeküste, wo der Kochsalzgehalt der Luftströmungen, die Sonnenstrahlung, gelegentliches Sandtreiben etc. die Frage von Anfang an so kompliziert haben, daß wohl mancherlei Meinungen in der Literatur mehr oder weniger ausführlich vertreten wurden, aber nicht völlig geklärt werden konnten. Wer ein wissenschaftliches Eindringen in eine Frage nicht für nötig hält, kann sich natürlich mit aus der Praxis bekannten, unter Umständen jedem Bauern bekannten Tatsachen begnügen. Deren liegen auch aus unseren Gegenden eine Reihe vor, doch würde mit der Anführung solcher ohne wissenschaftliche Absicht gemachten Notizen gar nichts gewonnen sein.

Um dem Problem, denn um ein solches handelt es sich, vorläufig näher zu kommen, wurden in einem Garten, der fast ständig dem Talzuge eines kleinen Flüsches ausgesetzt ist, welches hier genau von NO. nach SW. fließt, mehrere Weinstöcke so angepflanzt, daß sie dem Angriff des Windes möglichst dauernd unterlagen.

Die vorherrschenden Winde sind hier im Sommer NO., SW., NW., die durchschnittliche Windstärke etwa = 2. So waren die Bedingungen für die Beobachtung gegeben. Um dem Winde eine möglichst große Blattmenge darzubieten, wurden die Pflanzen an einem 4 m hohen und ebenso breiten, ganz durchbrochenen Spalier gezogen; später wurde der eine Weinstock entfernt, nachdem der andere zur Bekleidung des Spaliers völlig ausreichte. So konnte der Wind auch bei wechselnder Richtung doch fortwährend wirken, bald von der einen, bald von der anderen Seite. Vorversuche hatten ergeben, daß das Vorbeiströmen der Luft für die Austrocknungserscheinungen die günstigste Bedingung ist. Bloßer Stoß des Windes auf eine an fester Wand wachsende Pflanze ist häufig unschädlicher, unter Umständen auch wirkungslos, weil die Wand den Windstrom sofort zurückwirft. Das sind Verhältnisse, die bei der Beurteilung über lokalen Erfolg der Windwirkung auf Pflanzen zu berücksichtigen sind. Um den Versuch unter möglichst natürlichen Verhältnissen verlaufen zu lassen, wurde, nachdem der Wein bis anfangs Juni nach regenlosen Tagen begossen worden war, die Wasserzufuhr dem Regen überlassen. Das Wetter war insofern dem Versuch günstig, als 1901 und 1902 im Juni weniger Regen fiel als gewöhnlich, denn ich mußte nach den früheren Beobachtungen annehmen, daß bei Verminderung der Wasserzufuhr und größerer Lufttrockenheit die Windwirkung um so deutlicher hervortreten würde. 1901 fielen im



von andern Warming'schen Zitaten, z. B. der gelegentlichen Angabe eines Arztes Dr. Friedrich in einer Medizinalzeitung, daß die Windwirkungen nur nach heftigem Nordwest eintreten sollen und in der Hauptsache auf einem Vertrocknungsprozess der Belaubung der Bäume zu beruhen scheinen, der aber von dem Dr. Friedrich nirgends wissenschaftlich beobachtet wurde.

Diese Behauptungen sind teils wissenschaftlich ungenau, teils ganz unrichtig. Der Wind wirkt nach meinen Untersuchungen auch aus andern Richtungen und ohne heftig zu sein.

Die oben mitgeteilten Versuche mit Vitis geben anstatt der zahlreichen Meinungen über Wahrscheinliches und Mögliches eine klare Antwort auf die Frage nach der Windwirkung. Schon ein konstanter Wind mässiger Stärke ruft an Blättern ganz charakteristische Beschädigungen der Gewebe hervor, welches endlich braun und vertrocknet erscheint. An den Küsten steigern sich diese Erscheinungen entsprechend der Intensität des Windes und können dort in kürzerer Zeit als im Binnenland zur völligen Vernichtung der Blätter führen. Die Beobachtungen beseitigen die von Warming jedoch ohne jede Begründung geäußerte Behauptung, die Ursache der Blattränderung könne auch eine andere als der Wind sein. Ich habe, um hier sicher zu gehen, die Weinblätter mit völlig negativem Resultat auf Parasiten untersucht. Andererseits bestätigen die Versuche einige Beobachtungen über Blattbräunungen, die gelegentlich mitgeteilt wurden, ohne mehr als die Vermutung aussprechen zu können, es handle sich hier um Witterungsschäden. Ich behalte mir Literaturangaben vor.

Natürlich sind diese Beobachtungen an Vitis einfache Versuche und man kann auch hier wieder sagen, das kann jedermann machen. Ich selbst halte diese Versuche nicht für Experimente im Sinne der modernen Pflanzenphysiologie und habe sie nur in dieser Form angestellt, um zu erfahren, ob eine experimentelle Verfolgung der Frage überhaupt möglich und aussichtsvoll sei. Das läßt sich aus der bis heute vorliegenden Literatur, die nicht im geringsten auch nur die Richtung eines richtigen experimentellen Vorgehens andeutet, nicht beantworten.

Praktisch haben aber auch diese im Freien angestellten Versuche einige Bedeutung.

In neuerer Zeit spielt die Beschädigung der Blätter in der Nähe von industriellen Anlagen eine grosse Rolle. Die Industrie wird vielfach bedrängt durch Klagen der Anwohner über Rauchbeschädigung von Pflanzen und obgleich meiner Ansicht nach schon die nachweisbare Schädigung oder Belästigung von Menschen ausreichend sein



ersten Falle waren die Wurzeln durch Eis abgekühlt und die Pflanzen gleichzeitig der vollen Einwirkung der Sonne und des Windes ausgesetzt; im zweiten Fall hat Kihlmann an Stelle des Windes die Wirkung strahlender Wärme beobachtet. Diese bringt freilich ähnliche Ränderungen der Blätter hervor wie der Wind, aber das tun auch andere Ursachen und man ist wohl kaum berechtigt, die Wirkung eines Kaminfeuers, d. h. strahlende Wärme, einfach der Windwirkung gleichzusetzen. Bei Kihlmanns Versuchen mit Kürbispflanzen wurde zwar das Welken der Blätter, aber gar nicht die Windwirkung selbst, d. h. das Entstehen der charakteristischen braunen Blattränder beobachtet. Ich habe in meiner Arbeit über die ostfries. Inseln pag. 64 gesagt: „In Kihlmanns Versuchen spielt also die niedere Temperatur des Bodens und der Pflanzenorgane eine große Rolle, das Vertrocknen der Pflanzenteile wird mehr theoretisch abgeleitet als beobachtet.“<sup>1)</sup> Das ist eine um so unanfechtbarere Beurteilung, als ich gleichzeitig hinzufügte, daß ich die Ansichten Kihlmanns für durchaus richtig halte. Ich zweifle gar nicht, daß ein Forscher wie Kihlmann ganz genau ebenso über seine eigenen Versuche urteilen würde. Wenn ich hier Kihlmanns Versuche so genau auf ihre Tragweite prüfe, so geschieht es nicht, um diese, noch viel weniger die unersetzlichen Beobachtungen dieses Forschers herabzusetzen. Die von Warming aufgestellte Behauptung, ich hätte Kihlmann „ignoriert“ und „eliminiert“, zwingen mich allein dazu, meine Meinung ganz bestimmt dahin auszusprechen, daß Kihlmanns Versuche nichts bewiesen haben, als daß Pflanzen, deren Wurzeln durch Eis abgekühlt sind, unter gleichzeitiger Einwirkung von Sonne und Wind welk werden und daß Blätter in nächster Nähe eines Kaminfeuers austrocknen können, was übrigens auch ohne Versuch kaum bezweifelt worden wäre.

Demnach liegen irgendwelche Experimente über reine Windwirkung überhaupt in der genannten Arbeit nicht vor. Es ist noch gar nicht der Versuch gemacht worden, den Wind ins Laboratorium zu tragen und dort an Versuchspflanzen seine Wirkung zu beobachten. Ich habe mir sogleich nach meinen Beobachtungen auf Borkum die Frage vorgelegt, wie das am besten zu erreichen sei, und nach mancherlei Vorversuchen, die hier gleichgiltig sind, einen Apparat konstruiert, den ich kurz als „Windapparat“ bezeichnen will. Er ist aus Eisen

---

1) Ich hätte mit Recht sagen können, „ist überhaupt in den Versuchen nicht beobachtet“.





der Pflanze nicht alle Blätter vom Luftstrom getroffen werden konnten, wurde die Pflanze gedreht, um auch andere Blätter vor den Wind zu bringen. Am 26. Juli hatten die beiden älteren Blätter, die noch vom Windstrome mit betroffen wurden, einen vollständig trockenen Rand. Aber ein jüngeres, noch aufrecht stehendes Blatt hatte eine völlig trockene Spitze erhalten. Die allerjüngsten Blätter waren noch intakt. Nach diesen Versuchen werden die ausgebildeten Blätter am ersten ergriffen und die jüngeren leisten offenbar größeren Widerstand, was durch spätere Versuche noch aufzuklären ist. Zu den Versuchen ist im allgemeinen zu bemerken, daß die Stellung der Pflanze zum Windrohr nicht von vornherein Aufschluß über die Reihenfolge der Wirkung geben kann. Ein Blatt, welches den Windstrom wegen seiner Stellung auffängt, leitet denselben auf tieferstehende ab, so daß diese oft lebhafter bewegt werden als jenes. Dem entspricht es dann, daß zuweilen ein vom Windrohr entfernteres Blatt früher Ränderungen zeigt als das nähere. Natürlich können auch individuelle, nicht kontrollierbare Verschiedenheiten der Blätter mit in Betracht kommen.

Um festzustellen, ob der Luftstrom ganz lokal wirke, wurde von einer Tabakpflanze ein kräftiges Blatt von 43 cm Länge und 20 cm größter Breite mit dem Rande dicht vor das Windrohr gebracht, so daß nur der Rand getroffen wurde. Nach 14 Tagen war hier langsam an drei unterbrochenen Stellen des Blattrandes das Gewebe in der Größe von etwa 1 □ cm vertrocknet. Die übrige Blattfläche war ganz gesund und unverändert geblieben.

Das Ergebnis dieser Versuche stimmte also mit den Versuchen im Freien sowohl wie mit den Beobachtungen unter natürlichen Verhältnissen darin überein, daß die Windwirkung stets als eine charakteristische Beschädigung der Randpartien der Blätter erscheint. Bei anderen Versuchen entstanden gelegentlich auch auf der Spreite eines Blattes trockene Flecken, aber immer auch diese nahe dem Rande, niemals in der Nähe der Mittelrippe. Stets beginnt die Vertrocknung der Gewebe in der Nähe der dünnsten Blattnerven.

Außer mit Tabak wurde mit *Sicyos angulatus* experimentiert, einer Pflanze mit sehr dünnen Blättern. Eine vorher stark begossene Pflanze wurde am 27. Juli um 11 Uhr vorm. an den Apparat gebracht. Am 30. zeigte ein dem Winde am stärksten ausgesetztes Blatt eine trockene Spitze, nachmittags desselben Tages ein zweites Blatt Eintrocknen des Randes, bis zum 4. August, also nach neun Tagen, noch vier Blätter das gleiche. Die Pflanze wurde durch Begießen alle drei



geographie II. (deutsche) Aufl. pag. 41 stimmen mit diesen Ergebnissen nicht überein. Es heisst dort: „Die Wahrheit ist wahrscheinlich, dass besonders die durch den Wind hervorgerufene Verdunstung, also die Austrocknung, der Grund sei.“<sup>1)</sup>

Dieser Satz bedeutet, von seiner ganz allgemein und alldentigen Ausdrucksweise abgesehen, eine Vermischung physiologischer Vorstellungen und Begriffe mit physikalischen. Man kann unmöglich sagen Verdunstung also Austrocknung, da beides etwas ganz Verschiedenes bedeutet. Äussere Einflüsse, welche das Austrocknen feuchter Stoffe bewirken, wirken auf die Transpiration der Organe ganz anders ein, weil die regulatorischen Einrichtungen der Pflanze in Wirkung treten. Man kann also die Verdunstung der Blätter nicht mit dem Austrocknen eines feuchten Stückes Filtrierpapier vergleichen. Die Folge übermässiger Verdunstung der Blätter ist Welken, und dies kann wieder rückgängig gemacht werden. Das Austrocknen ist ein rein physikalischer Vorgang, dem tote Blätter natürlich ebenso anheimfallen wie feuchtes Papier. Das Austrocknen der Blätter ist eine Folgeerscheinung des Absterbens und kann nicht wieder rückgängig gemacht werden. Demnach ist es nicht wissenschaftlich, zu sagen „Verdunstung, also Austrocknung“. (Vgl. auch Pfeffer, Handbuch, II. Aufl. I pag. 226.)

Die von mir oben berichteten vergleichenden Beobachtungen über Windwirkung und Vertrocknen von Blättern ergaben, dass beides sehr verschieden ist, und ist daher die Meinung, der Wind trockne die Blätter aus, wie er Wäsche austrocknet, nicht annehmbar. Aber auch die in unklarer Weise mit dieser Ansicht vermengte zweite, die Windwirkung beruhe auf übermässiger Verdunstung, wird durch meine Versuche nicht bestätigt.

Warming deduziert pag. 41 seines Lehrbuches (II. Aufl.) das Folgende: „In ruhiger Luft werden die der Pflanze zunächst angrenzenden Luftteile dampfreich und die Verdunstung wird gehemmt. Durch die Luftbewegung werden sie beständig weggeführt und neue, weniger dampfreiche, kommen mit den Pflanzenteilen in Berührung. Selbst wenn die Luft sehr reich an Wasserdampf ist, wird ihre ununterbrochene Erneuerung eine starke Verdunstung herbeiführen.“<sup>2)</sup>

---

1) In Englers Jahrbüchern pag. 33 l. c. heisst es: „Als Hauptfaktor wird immer und überall eine übermässige Transpiration zu betrachten sein, selbst wenn andere Faktoren mitspielen.“

2) Das ist bei Organen noch fraglich.

Je trockener die Luft und je stärker der Wind ist, desto stärker wird selbstverständlich die Austrocknung werden. Durch diese Verdunstung werden das Längenwachstum der Sprosse und der Blätter gehemmt (Zwergwuchs), viele Blätter und ganze Sprosse getötet, so daß unregelmäßige Verzweigung eintritt, und hierdurch werden alle beobachteten Erscheinungen ungezwungen erklärt.\*

Diesen Ausführungen liegen weder Versuche noch genauere Beobachtungen zugrunde. Es kommt natürlich nicht darauf an, ob alles ungezwungen erklärt werde, was Warming sich mehrfach in freilich anfechtbarer Weise in seinem Lehrbuch zur Aufgabe stellt, sondern daß die Erklärungen begründet sind. Das ist aber weder bei der angeblichen Hemmung des Längenwachstums, noch bei den andern Erscheinungen der Fall. Nichts ist beobachtet, nichts durch Versuche festgestellt. Überdies ist der erste Teil der obigen Ausführungen nichts weiter, als eine Wiedergabe aus Pfeffers Pflanzenphysiologie<sup>1)</sup>, wo es heißt, daß bewegte Atmosphäre die Verdampfung steigert, da sie bewirkt, daß die durch Transpiration der Pflanze dampfreicher werdenden Luftschichten schnell durch relativ trockene Luft ersetzt werden muß.

Diese also längst bekannte Steigerung der Transpiration durch den Wind wird noch vermehrt durch die Erschütterung, welche die Blätter erleiden. Baranetzky hat 1872<sup>2)</sup> nachgewiesen, daß bei den fast unaufhörlichen Stößen und Erschütterungen, welchen die besonders so leicht beweglichen Pflanzenblätter von den Winden ausgesetzt sind, sich die Luft der Interzellularräume der Blätter beständig und vollkommen erneuern kann.\* Warming hat offenbar diese und andere einschlägige Untersuchungen übersehen, da er (Englers Jahrb. Bd. 32 Beiblatt 71 pag. 33) angibt, es sei noch unentschieden, welche Wirkung das Schütteln der Blätter durch den Wind auf die Transpiration habe.

Aber möge der Wind noch so sehr die Transpiration steigern, so wird diese doch niemals so stark, daß die von mir beschriebenen charakteristischen Windwirkungen von ihr verursacht werden. Nach meinen Erfahrungen wird die Transpiration durch den gewöhnlichen Wind in unseren Breiten selten so gesteigert, daß die Blätter welken, geschweige denn, daß sie unmittelbar vertrockneten. Das von Kihlmann beobachtete Welken junger Blätter bei heftigem

---

1) 1. Aufl. I pag. 147. 2. Aufl. pag. 230.

kalten Winde in Lappland ist, wie aus seinen Angaben (Pflanzenbiolog. Studien pag. 91) hervorgeht, eine kombinierte Wirkung von Bodenkälte, kalter Luft, Abkühlung der Organe und Wind. In den nichtarktischen Gegenden tritt die Windwirkung in reiner Form hervor, wie ich sie auf experimentellem Wege demonstriert habe. Die Versuche mit dem Windapparat widerlegen direkt die Ansicht von „der übermäßigen Transpiration“ der Blätter. Diese bleiben vielmehr auch bei lange dauernder Windwirkung völlig turgescent, der Wind bewirkt nur das partielle Vertrocknen der Gewebe vom Rande aus und zwar in einer eigentümlichen Weise, die mit der Transpiration nicht zusammenhängen kann.

Die Entstehung der vertrockneten Stellen an der Peripherie der Blattnervatur kann nicht anders verstanden werden, als daß ganz lokal die Wasserzuführung zum Mesophyll aufhört, während die Wasserversorgung der übrigen Blattlamina normal bleibt. Die mikroskopische Untersuchung der beginnenden Blattränderungen ergibt, daß das Mesophyll kollabiert, aber nicht lufthaltig ist. Vielmehr erscheint das trockene Gewebe durchsichtig, wie injiziert. Der Inhalt des Mesophylls ist deformiert, die Chlorophyllkörner nicht mehr deutlich zu erkennen. In manchen Zellen zeigt das Protoplasma schwach bräunliche Körnchen. Bemerkenswert aber ist, daß die Leitbündel der affizierten Stellen stark braun gefärbt sind. Die Grenze von gesundem und durch den Wind vertrocknetem Gewebe fällt scharf zusammen mit der Braunfärbung der hier durchziehenden Leitbündel, welche im gesunden Gewebe farblos sind. Die Gefäßbündel werden offenbar von dem Winde auffallend verändert. Mir scheint die Sache so zu liegen, daß die dünnen Gefäßbündel durch den Luftstrom zuerst ihres Wassers beraubt und dadurch so verändert werden, daß sie das Wasser nicht mehr leiten. An dieser Stelle vertrocknet infolgedessen das Mesophyll. Da die Blattnerven zwischen dem Mesophyll bloß liegen, so sind sie dem Angriff des Windes unmittelbar zugänglich und die dünnsten an der Peripherie werden zuerst vertrocknen, so daß hier das Vertrocknen des Mesophylls beginnt. Bei einer anderen Annahme erscheint mir das Vertrocknen der Blätter vom Rande her nicht verständlich. Wollte man annehmen, der Wind griffe das Mesophyll direkt an, dann wäre nicht zu verstehen, warum der Vertrocknungsprozeß nicht auch mitten auf der Lamina beginnen sollte. Nach dieser Auffassung, welche sich nicht durch Diskussion, sondern nur durch weitere Versuche sicher stellen läßt, handelt es sich also um einen direkten Angriff des Windes auf das Leitungsgewebe der

Blätter, und nicht um eine zum Übermaße gesteigerte Transpiration. Die Windwirkung verursacht vielmehr eine Unterbindung der Transpiration. Der Transpirationstrom wird abgeschnitten. Das ist ziemlich das Gegenteil anderer Ansichten.

Die Versuche sollen selbstredend mit den verschiedensten Objekten fortgesetzt werden. Da sie nur im Sommer mit brauchbarem, zum größten Teil sorgfältig heranzuziehendem Pflanzenmaterial angestellt werden können, so läßt sich dies Thema nicht in einer einzigen Mitteilung erschöpfend behandeln und ich darf wohl ohne Unbescheidenheit bis zum völligen Abschluß dieser Untersuchungen auf etwas Geduld rechnen.

Inzwischen habe ich an verschiedenen Orten die natürlich auftretenden Windwirkungen in ihrer charakteristischen Art überall wiederkehren sehen, überall bei uns, aber auch an der mediterranen Küste. Besonders bemerkenswert ist die Ile St. Honorat bei Cannes. In dem Walde, mit dem sie bestanden ist und der aus *Pinus halepensis* mit eingestreuter *Quercus Ilex* und angepflanztem *Cupressus horizontalis* besteht, ist die mechanische Wirkung der hier zu Zeiten herrschenden heftigen Winde und Stürme wie kaum irgendwo an einem ganzen Walde zu beobachten. Er bietet einen ganz ungewöhnlichen Anblick.<sup>1)</sup> Alle Stämme sind verbogen und verdreht. An der Südseite besonders sind viele Stämme tief herabgebogen und wachsen so weiter. Hier sowohl, wie auch auf den Klippen der Riviera selbst, fand ich den Windschaden auch an den Nadeln von *Pinus* deutlich ausgeprägt.<sup>2)</sup> Auch Koniferennadeln sind trotz ihres xerophilen Baues schutzlos gegen stärkeren Wind. Die Nadeln werden von der Spitze an bis zu einem Drittel ihrer Länge braunrot gefärbt. Dafs ältere Nadeln weniger resistent erscheinen als junge, hängt mit den anatomischen Veränderungen zusammen, die die älteren Nadeln erleiden. Zunächst sind die jungen Nadeln durch ihre Scheiden geschützt, namentlich aber ist zu beachten, dafs die Spaltöffnungen der älteren

---

1) Ich habe natürlich diesen Wald nicht entdeckt, was ich der Vorsicht halber besonders bemerke. Dennoch glaubte ich darauf hinweisen zu dürfen, weil auch ausführliche Schilderungen von St. Honorat, z. B. diejenige von Strassburger in seinem hübschen *Rivierabuche*, dieses auffallenden Phänomens mit keinem Worte gedenken.

2) Von Helms ist erwähnt worden, dafs die Kiefer im Norden im Frühjahr vorwiegend an der Westseite rötliche Nadeln bekomme (zitiert von Warming,

Nadeln verholzen und dann funktionslos werden<sup>1)</sup>; sie schliessen sich dann nicht mehr und der Eintritt der trocknenden Luft kann ungehindert stattfinden. Da die beiden Gefäßbündel an der Spitze im Transfusionsgewebe endigen, so beginnt auch von hier die Hemmung der Wasserzufuhr durch Austrocknen und das Nadelgewebe stirbt von oben nach unten ab.

Auf der Insel sind in dem Klostergarten für die Kulturgewächse primitive Schutzwände von *Arundo Donax* gegen den Wind hergestellt. Auch fängt man an, *Cupressus horizontalis* in Reihen anzupflanzen, die ihre Front gegen den Wind richten. Mit welchem Erfolg bleibt abzuwarten. Doch werden diese lebenden Wände immerhin eine geraume Zeit Schutz gewähren.

Von Interesse ist, daß gerade an der exponierten Südseite der Insel sich dichte Macchiagebüsche ansiedeln, die offenbar dem Winde kräftig widerstehen. Das häufige Auftreten der Macchia als Strandformation der Inseln des Mittelmeergebietes, z. B. der dalmatinischen Inseln, auf Korsika etc., scheint mir nicht mit einer Halophilie der Macchiapflanzen zusammenzuhängen. Dem widerspricht, daß sie besonders in Spanien auf die Berge steigen. Von den Anhängern der Halophilie werden sie auch inkonsequenter Weise nicht zu den Halophyten, sondern zu den Xerophyten gerechnet. Es scheint mir aber die Resistenz gegen den Wind bei der Macchia am besten das Vorkommen in solchen Massen am Strande zu erklären, und dies darf wohl um so mehr hervorgehoben werden, als über diese Formation nur dürftige ökologische Angaben vorliegen. Warming beschränkt sich in seiner ökologischen Pflanzengeographie (II. Aufl. pag. 286) wesentlich auf die Anführung der bekannten floristischen Zusammensetzung der Macchia, stellt sie zu den Xerophytenvereinen und charakterisiert sie als eine öde, unfruchtbare, nicht nutzbare Formation. Das letztere ist freilich nur eine subjektive Ansicht. Zur Zeit der Blüte ist die Macchia sehr anziehend; ich brauche zur Bestätigung nur auf Strassburgers lebendige Schilderung (Riviera pag. 89) hinzuweisen.<sup>2)</sup> Auch ist die Macchia nicht ganz nutzlos, wird vielmehr in dem holzarmen Süden zur Herstellung großer Mengen Holzkohle benutzt.

Absolut windbeständig sind auch nicht alle Macchiapflanzen. Ich fand z. B. bei *Quercus Ilex* einen Teil der lederartigen Blätter

---

1) Vgl. die Untersuchungen von A. L e m a i r e, De la Lignification de quelques membranes epidermiques. Annales sciences nat. Sér. VI, Tome XV. — G. K r a u s, Pringsheims Jahrbücher 1866 Bd. IV. — M a h l e r t, Bot. Zentralbl. XXIII pag. 54.

2) Rickli nennt die Maquis in seinen korsikanischen Reiseschilderungen Geist und Herz erfreuend.





Dagegen kann der Wind wohl in einzelnen Fällen das Zustandekommen der Anpassung begünstigen. Zweifellos ist der abnorme Wuchs von Bäumen in windigen Gegenden eine Anpassung. Sie ist aber eine mit Hilfe des Windes gewordene, der die Zweige soweit biegt, bis die neuen Triebe unter Schutz auswachsen können. Ebenso kann der Wind, der einen bedeutenden Druck auf den Boden ausübt, schief aufrecht wachsende Sprosse mehr zu Boden drücken und bei verholzenden Sprossen die endliche Richtung bestimmen.

Natürlich ist daraus nicht der Schluss zu ziehen, alle Sproßrichtungen seien durch den Wind bedingt. Es ist längst bekannt, daß die verschiedensten Ursachen richtend wirken. Um so weniger verstehe ich die Aufforderung Warmings an Massart, doch seine Versuche mit *Polygonum amphibium* fortzusetzen, um mich zu widerlegen, weil ich gar nicht behauptet habe, daß alle Sproßrichtungen vom Winde herrührten.

Wohl aber bin ich der Ansicht, daß auch da, wo der Wind nicht selbst richtend auf die Sprosse wirkt, er die Richtung indirekt unterstützen kann.

Warming sagt in seinem Lehrbuche II. Aufl. pag. 28 Absatz 3: Für den niedrigen Wuchs vieler Strandpflanzen könnten die Winde und Windrichtungen nicht bestimmend sein. Die Erklärung müsse wahrscheinlich in der verschiedenen Erwärmung gesucht werden, die den Pflanzen während ihrer Entwicklung vom Boden her zuteil würde, so daß sie thermotropische Bewegungen ausgeführt hätten.

Diese Ansicht ist so allgemein und unbestimmt gefaßt, daß man damit gar nichts anfangen kann. Untersuchungen sind nicht angestellt. Infolgedessen kann nicht einmal angegeben werden, ob die hypothetischen thermotropischen Bewegungen positiv oder negativ sind. Da von einigen Pflanzen gesagt wird (*Salix*, *Betula*, *Juniperus*), sie erlangten zweifellos bei niederliegendem Wuchs eine größere Wärmemenge, als wenn sie aufrecht wüchsen, so hat sich bei andern Autoren die Meinung entwickelt, positiver Thermotropismus veranlasse den niederliegenden Wuchs der Dünenpflanzen.<sup>1)</sup>

Nach sehr eingehenden und in mehrfacher Richtung interessanten Untersuchungen von Vöchting<sup>2)</sup> liegen die Tatsachen jedoch wesentlich anders. Seine Beobachtungen an *Mimulus Tillingii* und anderen

1) Abromeit im Handbuch des deutschen Dünenbaues 1900 pag. 177.

2) Vöchting, Über den Einfluß niederer Temperatur auf die Sprossentwicklung. Ber. d. d. bot. Ges. 1898 XVI 3.



Ich verweise auf die interessante Abhandlung von Lidfors, wo an einer Reihe von Frühlingspflanzen, *Holosteum umbellatum*, *Lamium purpureum*, *Veronicarten* etc. die Hervorrufung des Diageotropismus durch niedere Temperatur bewiesen ist.

Dadurch werden Vöchtings Untersuchungen in so erwünschter Weise ergänzt, daß man wohl eine Verallgemeinerung auf andere Fälle, also auch auf Dünenpflanzen unternehmen darf.

Dazu berechtigen Lidfors Untersuchungen umsomehr, als er auch die wichtige Beobachtung gemacht hat, daß *Salix herbacea* im botanischen Garten zu Lund bei der Kultur den kriechenden Wuchs aufgegeben hat und aufrecht wächst. Ebenso hat *Saxifraga oppositifolia* aufrechte Sprosse erzeugt.

Wenn ich diese Untersuchungen von Vöchting und Lidfors, die für die Erklärung der Pflanzenformen von großer Wichtigkeit sind, hier für die von mir behandelte Frage über den Einfluß des Windes auf die Formation heranziehe, so geschieht es deshalb, weil es zweifellos ist, daß diese Wuchsformen den in den glazialen, alpinen und litoralen Gebieten wachsenden Pflanzen den unentbehrlichen Windschutz gewähren. Allein es ist ebenso begreiflich, daß der Wind, der diese Anpassungen nicht selbst hervorruft, die Bedingungen fördert für ihr Zustandekommen. Er trägt in den genannten Gebieten wesentlich zur Abkühlung des Bodens bei, die die psychroklinen Erscheinungen hervorruft. Durch Verdunstung des oberflächlichen Bodenswassers im Winde wird so viel Wärme gebunden, daß eine nachhaltige Erwärmung des Bodens ausgeschlossen ist, auch wenn zeitweise Insolation eintritt. Der Boden ist vielmehr eine bleibende Kältequelle. So schafft der Wind selbst die Bedingungen, die die Pflanze zwingen, ihre Schutzstellungen anzunehmen, und auf andere Weise wäre diese Regulierung auch nicht verständlich.

Über die alpinen Pflanzen äußert M. Jerosch (Geschichte und Herkunft der schweizerischen Alpenflora, 1903) ganz auffallende Ansichten. Die Verfasserin hält es pag. 22 „für wichtig, daß die Pflanzen unter austrocknenden und kalten Winden relativ wenig zu leiden haben, da die vorherrschende Windrichtung W., NW., SW. ist, welche wenig Feuchtigkeit bringt“.

Dem ist zu entgegnen, daß auch feuchte Winde austrocknend wirken, wie die Verhältnisse an der Seeküste lehren. Die Verfasserin

---

— Oltmanns, Über positiven und negativen Heliotropismus. Flora N. R. 83. Bd. pag. 1.

Flora 1904.

kennt offenbar die Alpen nur in der guten Jahreszeit und hat im Frühjahr oder Spätherbst keine alpinen Höhen besucht, wo die eisigen Winde sich nicht bloß in den nördlichen Alpen, sondern auch in den Südalpen ganz gewaltig bemerkbar machen. Die von beschneiten Gipfeln herunterwehenden Winde sind sowohl kalt als trocken. Demnach sind die Behauptungen der Verfasserin gänzlich einseitig. Noch auffallender ist der Satz pag. 24 des Buches: „Gerade für die alpine Region sind die Winde nur von untergeordneter und lokaler Bedeutung, schon weil hier Holzgewächse, die ihnen am schutzlosesten preisgegeben sind, mehr zurücktreten.“

Diese Ansicht ist auf das Entschiedenste zu bestreiten; sie zeigt aufs deutlichste, wie wenig man bisher dem Winde Einfluß auf die niedrige Flora zuschreibt. Diese wird über den Holzpflanzen ganz vergessen, und die Berechtigung, daß ich in meiner ersten Arbeit ganz besonders darauf hingewiesen habe, kann nicht besser belegt werden als durch die zitierten Äußerungen von M. Jerosch.

Wenn der Mangel an Holzgewächsen die untergeordnete Bedeutung der Winde beweisen soll, so fehlt dafür bei Jerosch jede Begründung. Die Sache liegt gerade umgekehrt, die Holzgewächse fehlen, weil der Wind sie nicht aufkommen läßt; ihr Fehlen beweist die ungeheure Bedeutung des Windes in den baumlosen Alpenregionen.

---

Da Vöchting und Lidfors die biologische Wichtigkeit der Sproßrichtungen in dem Schutz vor starker Transpiration, vor dem Erfrieren, vor Schneedruck sehen, so halte ich es für nötig, auf die Bedeutung dieser Formenbildung als Windschutz besonders hinzuweisen, was von beiden Forschern nicht geschieht. Der Wind wird gerade in dem von Lidfors besonders berücksichtigten nordischen Klima von wichtigstem Einfluß sein, weil er ein viel dauernderer Faktor ist als die anderen.

Ich habe demnach keine Veranlassung, auch nur einen Satz meiner Arbeit über die Vegetation der ostfriesischen Inseln abzuändern, vielmehr werden meine Ausführungen nicht nur durch die von mir mitgeteilten Versuche, sondern auch durch die zunächst nach ganz anderen Richtungen gehenden Untersuchungen anderer Forscher bestätigt.

# Sind die Antheren der Kompositen verwachsen oder verklebt?

Von A. Tschirch.

Hierzu Tafel II.

Die Frage, ob die Antheren der Kompositen verwachsen oder nur verklebt sind, ist nicht entschieden. Um nur einige Angaben in der Literatur herauszugreifen, so sei erwähnt, daß Eichler in den Blütendiagrammen bemerkt (I pag. 288) „die Antheren zu einer Röhre verklebt, nicht wirklich verwachsen“. Schnitzlein dagegen (Iconographia Taf. 120 Erklärung) bemerkt, daß die Außenwände der Antherenoberhaut sich teilweise auflösen und einen die Antheren verkittenden Klobstoff bilden. Schumann sagt (in dem Berg-Schmidt'schen Atlas der officinellen Pflanzen pag. 2): „Die Staubbeutel sind unter einander zu einer Röhre verklebt.“ Ich selbst habe im Anatomischen Atlas der Pharmakognosie pag. 6 bei Chamomilla die Ansicht vertreten, sie seien verwachsen, jedenfalls auch zur Reifezeit durch ein Ligament mit einander verbunden. Hoffmann bemerkt (in Engler-Prantls Pflanzenfamilien IV, 5 pag. 105): „Sie sind fast immer am Rande mit einander zu einer Röhre verwachsen oder verklebt.“ Drude äußert sich (Morphologie der Phanerogamen in Schenks Handb. der Botanik I pag. 725) ausführlicher: „Zuweilen verschmelzen die Antheren der Staminen, welche man alsdann synantherisch und syngenesisch nennt; dieses Zusammenhängen bei freibleibenden Filamenten entspricht nicht einer regulären Verwachsung, es ist vielmehr nur durch Druck auf die schwellenden Antheren von seiten des engen Korollentubus bewirkt und es hält daher nicht schwer, solche syngenesische Staminen voneinander völlig zu trennen. Bei vielen Kompositen, für welche letztere als Familiencharakter gelten, findet eine solche Trennung daher nach der Blütezeit von selbst statt, bei manchen tritt sie schon in der jugendlichen Blüte ein, nachdem kaum ein loser Zusammenhang bewirkt war.“

Da mir bei einer Nachprüfung meiner Angaben im Anatom. Atlas Zweifel aufstiegen, ob die daselbst gegebene Erklärung für das die Anthere verbindende „Ligament“ richtig sei, habe ich mit Herrn Gerdt die Frage an einem größeren Material einer erneuten Prüfung unterworfen.

Im einzelnen untersucht wurden die Verhältnisse bei *Gaillardia grandiflora* und bei *Silphium*, da diese sich der Größe ihrer Blüten wegen am besten dazu eignen. Als die Verhältnisse an diesen Pflanzen festgestellt waren, wurden sie dann an einer Anzahl weiterer Gattungen verifiziert, nämlich an *Artemisia Cina*, *Pyrethrum cinerariaefolium* und *roseum*, *Picris hieracoides*, *Bellis perennis*, *Anthemis nobilis*, *Erigeron specios.*, *Rudbeckia spec.* und *purpur.*, *Matricaria Chamomilla*.

Das Resultat sei an dieser Stelle vorweggenommen. Es hat sich herausgestellt, daß weder eine Verklebung noch eine eigentliche Verwachsung der Antheren stattfindet, sondern daß ausschließlich die Cuticula zweier benachbarten Antheren auf eine kurze Strecke verwächst und dauernd verwachsen bleibt. Das Ligament, welches die ganze Antherenröhre auch im Zustande völliger Reife umschließt, wird nur von der Cuticula der Antheren gebildet, die sich von der Außenwand der Antherenepidermis ablöst und eben wegen der oben erwähnten partiellen Verwachsung der benachbarten Stücke ein zusammenhängendes Band bildet.

Die zur Beobachtung benutzten Präparate stammen von frischen Pflanzen, mit einziger Ausnahme von *Artemisia Cina*. Die Objekte wurden jedoch durch starken Alkohol gehärtet. Die Blüten wurden, da die Objekte zum Teil sehr klein sind, zwischen Hollundermark geschnitten. Um die Cuticula, die oft ganz außerordentlich zart ist, deutlich zu machen, wurden die Schnitte auf folgende Weise behandelt. Die Schnitte wurden sehr vorsichtig mit Chloral aufgebellt, das Chloral mit Wasser ausgewaschen und die Schnitte dann in eine Sudanglyzerinmischung eingetragen, die aus 0,1 Sudan, 10,0 Alkohol und 10,0 Glyzerin bestand. Nach 24stündiger Einwirkung wurde die Sudanlösung mit Alkohol und Wasser ausgewaschen und dann der Schnitt in Glyzerin eingebettet. Das Zufliessenlassen und das Absaugen des Färbemittels und des Waschwassers muß äußerst vorsichtig — ohne Hebung des Deckglases — geschehen, da die feinen Schnitte äußerst leicht sich umlegen und dann natürlich unbrauchbar werden.

Bei dieser Behandlungsweise färbt sich die Cuticula lebhaft rot, während die übrigen Gewebe farblos bleiben.

Im jugendlichen Zustande liegen die Antheren eng aneinander gepreßt dicht um den Griffel herum. Das Ganze ist von der Blumenkrone eng umschlossen. Man sieht aber bei genügender Vergrößerung

geben ist (Fig. 1 Taf. I). Die Antheren liegen in diesem Jugendstadium, besonders in der oberen Hälfte, so fest aneinander, daß man fast keine Trennungslinie zwischen den beiden Cuticulis sieht. Nur bei starker Vergrößerung sieht man, daß die beiden Cuticulae an der Berührungsstelle nicht glatt nebeneinander liegen, sondern daß sie von kleinen Lücken getrennt werden. Ursprünglich sind also die Antheren nicht miteinander verwachsen.

In ganz frühen Stadien sind die Antheren fast rund oder zeigen doch nur kaum merkliche Einschnürungen. Sobald aber die Pollenkörner sich zu entwickeln beginnen, treten die Einschnürungen hervor und späterhin werden die vier Kammern immer deutlicher (Fig. 2). In diesem Stadium ist die Verwachsung der Cuticula an den Stellen, wo die Antheren aneinander geprefst wurden, perfekt geworden.

Die Wand der Antheren besteht meist aus zwei Zellschichten: die innere „fibröse Schicht“ mit den charakteristischen Leistenverdickungen und darüber die zarte Epidermis mit der Cuticula (Figg. 5 und 6). Die Cuticula liegt im Jugendstadium der Epidermisaußenwand fest auf. Auch noch in dem Stadium, in dem die Verwachsung erfolgt, zeigt sie keinerlei Ablösung. In dem darauffolgenden aber beginnt die Ablösung (Fig. 7). In der subcuticularen Schicht der Epidermisaußenwand geht eine Metamorphose vor sich, die in der Auflösung einer außerordentlich zarten unmittelbar unter der Cuticula liegenden Lamelle besteht. Tritt nun in der weiteren Entwicklung der anfangs im Querschnitt runden Antheren an der Außenseite die Erscheinung ein, welche sich in einer Einziehung des Korrektivs nach innen äußert, so treten Spannungen ein und diesen Spannungen folgt die Cuticula. Da sie nun aber mit der Cuticula der benachbarten Antheren ein Stück weit fest verwachsen ist, so löst sie sich ab (Figg. 2, 3 u. 5). Diese Ablösung erfolgt gleichzeitig oder fast gleichzeitig an den korrespondierenden Partien der benachbarten Antheren und nur an den benachbarten Partien. An der Außenseite der Antheren bleibt die Cuticula unverändert und liegt den Epidermiszellen dauernd fest auf (Figg. 3 u. 4). Springen dann die Antheren auf, so treten neue Spannungen ein und nunmehr löst sich die Cuticula ein beträchtliches Stück weit ab. Da die Verwachsung der benachbarten Cuticulae eine außerordentlich feste ist, so spannt sich nunmehr ein Cuticularligament um die ganze Antherenröhre herum, sie wie eine Scheide einschließend (Fig. 4). Diese Scheide besteht an der Antherenaußenseite aus der fest aufliegenden Cuticula; an den Stellen, die zwischen zwei Antheren liegen, besteht sie aus der ab-



gelösten verwachsenen Cuticula der benachbarten Antheren, die sich wie eine Brücke von Anthere zu Anthere spannt (Figg. 3 u. 4).

Diese Verhältnisse, besonders die Verwachsung und die allmähliche Ablösung der Cuticula, kann man sich durch die obenerwähnte Sudanfärbung sehr deutlich machen. Aber auch ohne diese sieht man sie an guten Präparaten schon bei mäßiger Vergrößerung gut. Es läßt sich hierbei auch sehr gut feststellen, daß die Verwachsung nur auf ein verhältnismäßig kurzes Stück erfolgt und daß sie selbst auf diesem bisweilen nicht an allen Punkten erfolgt ist (Figg. 5 u. 6  $x-x_1$ ).

Es fragt sich nun: haben wir es in diesem Falle mit einer wirklichen Verwachsung der beiden Cuticulaabschnitte oder nur mit einer Verklebung zu tun? Es wäre ja der Fall sehr gut denkbar, daß die Verklebung eine so feste wäre, daß eher die Cuticula sich von der Epidermis ablöst als die verbundenen Stücke voneinander weichen. Hätten wir es aber mit einer Verklebung zu tun, so müßte die Klebmasse sich in irgend einem Lösungsmittel lösen. Als Klebemittel kommen in Betracht gummöse oder harzige oder wachsartige Substanzen. Wir haben nun an losgesprengten Stücken die betreffenden Abschnitte sowohl mit Alkohol wie mit Chloroform, Kalilauge, verdünnten und konz. Mineralsäuren (z. B. auch mit konz. Schwefelsäure) behandelt und dann nach erfolgter Behandlung durch wiederholtes Zerren mit der Nadel die Stücke voneinander zu lösen versucht. Aber es ist uns niemals gelungen, die verbundenen Stücke voneinander zu lösen.

Man ist daher vollständig berechtigt, in diesem Falle von einer nachträglichen Verwachsung und nicht nur von einer Verklebung zu reden.

Die Stelle, wo die Cuticula der einen Anthere mit der Cuticula der anderen verwachsen ist, liegt unmittelbar benachbart der Stelle, wo die Antheren aufspringen. An dieser Stelle reißt die Cuticula natürlich durch. Aber auch in diesem Stadium, wo die Spannungen infolge der aktiven Krümmung der Antherenwand am größten sind, lösen sich die miteinander verwachsenen Cuticulaastreifen nicht voneinander.

Nach dem Aufspringen der Antheren erhält man nun folgendes Bild (Figg. 3, 4, 6). Der Innenseite der Antheren liegt die Cuticula fest auf, ebenso der Außenseite. An der Aufspringungsstelle ist sie durchrissen. Dort aber, wo die äußeren Thecae der benachbarten Antheren einander gegenüber liegen, hat sich infolge der kräftigen

nun von Anthere zu Anthere eine Brücke. Diese Brücke besteht aus drei Abschnitten: dem Cuticularabschnitte der einen Anthere, der Verwachsungsstelle und dem Cuticularabschnitte der anderen Anthere. Sie ist oft so straff gespannt, daß man von der Verwachsungsstelle nichts mehr sieht, sondern das Ganze wie ein homogenes Ligament erscheint (Fig. 4). Die zur Reifezeit die Antheren umspannende Cuticula, die übrigens stets relativ derb ist, besitzt eine große Widerstandsfähigkeit und ist nur schwer zum Zerreißen zu bringen. Ich habe sie in keinem der untersuchten Fälle zerrissen gesehen — abgesehen natürlich von den Stellen, wo die Antheren aufspringen. Sie bildete vielmehr ein mit Sudan immer deutlich zu machendes derbes Ligament.

An den Stellen, wo die Cuticula abgelöst ist, liegt natürlich die Zellulosewand der Epidermiszellen frei. Es wäre nun das Natürlichste, daß die Cuticula an diesen Stellen regeneriert würde. Das findet aber nicht statt. Die Pflanze gibt die Gewebe der aufgesprungenen Antheren, die ja ohnedies bald völlig zugrunde gehen, preis.

Fassen wir die Ergebnisse zusammen, so läßt sich also sagen, daß weder eine Verklebung, noch eine eigentliche Verwachsung der Antheren — in dem üblichen Sinne — stattfindet, sondern daß nur die Cuticulae auf kurze Strecke verwachsen und daß das die Antheren verbindende Ligament von der abgelösten Cuticula gebildet wird.

---

### Figurenerklärung zu Tafel II.

- Fig. 1. *Artemisia Cina*. Die Antheren aneinander geprefst. Die Verwachsung der Cuticula beginnt.
- „ 2. *Erigeron spec.* Die Verwachsung ist erfolgt. Die Ablösung beginnt (bei  $x$ ).
  - „ 3. *Matricaria Chamomilla*. Die Antheren sind aufgesprungen. Die Cuticula ist an den Aufspringungsstellen zerrissen. Die Cuticula ist außen abgelöst, die Spannung beginnt (bei  $x$ ).
  - „ 4. *Gaillardia*. Die Antheren sind entleert. Die Cuticula umgibt als ein Ligament die Antherenreihe. Bei  $x$  ist die Verwachsung noch zu sehen, bei  $x_1$  nicht mehr.
  - „ 5. *Gaillardia*. Die Antheren sind aufgesprungen, aber die Cuticula ist noch nicht zerrissen.  $x-x_1$  die Partie, wo die beiden Cuticulae verwachsen sind,  $a$  = außen,  $i$  = innen.
  - „ 6. *Gaillardia*. Die Antheren aufgesprungen, die Cuticula bei  $r$  und  $r_1$  zerrissen.  $x-x_1$  die Partie, wo die beiden Cuticulae verwachsen sind.  $a$  = außen,  $i$  = innen.
-

## Über den Pollenschlauch von *Cupressus*.

Von H. O. Juel.

Hierzu Tafel III.

Die Veranlassung zu der folgenden Untersuchung gaben einige Versuche mit verschiedenen Fixierungsflüssigkeiten, die ich im vergangenen Winter anstellte. Ich hatte nämlich bei mehreren Gelegenheiten die Erfahrung gemacht, daß die gewöhnlichen Fixierungsgemische in etwas größere Objekte, wie z. B. ältere Samenanlagen von Gymnospermen, ziemlich schlecht eindringen, so daß die inneren Partien zuweilen gar nicht fixiert werden. Ich wünschte daher eine schnell und kräftig eindringende Fixierflüssigkeit ausfindig zu machen und bereitete mir zu diesem Zwecke eine Anzahl Lösungen von verschiedenen Zusammensetzungen, die ich an Samenanlagen von einigen Gymnospermen prüfte. Als Lösungsmittel verwendete ich im Allgemeinen schwachen Alkohol, der wahrscheinlich schneller als Wasser in die Gewebe eindringt. Und damit der fixierende Stoff nicht beim Eindringen hinter dem Lösungsmittel zurückbleibt, wählte ich vorzugsweise solche Metallsalze, die sowohl in Wasser als in Alkohol leicht löslich sind, und machte die Lösungen etwas stärker als in den gewöhnlichen wässrigen Fixierungsgemischen.

Von den geprüften Flüssigkeiten scheint mir die folgende nicht nur die beste, sondern auch wirklich gut zu sein:

2 g Zinkchlorid,  
2 ccm Eisessig,  
100 ccm 45—50proz. Alkohol.

Die Objekte bleiben ungefähr 24 Stunden in der Fixierung und werden dann in 60proz. Alkohol gewaschen. Zum Färben der Schnitte eignet sich am besten Eisenhämatoxylin. Safranin-Gentiana-Orange gibt blasse Färbungen, die aber besser ausfallen, wenn man die Schnitte vor dem Färben einige Stunden lang mit Chrombeize behandelt.

Ähnliche Lösungen von Eisen- oder Platinchlorid fixieren auch recht gut, aber sie zersetzen sich sehr schnell, indem der Alkohol in Aldehyd übergeht. Die Zinkflüssigkeit ist dagegen wenigstens 1—2 Monate lang haltbar.

In der eben beschriebenen Flüssigkeit habe ich Samenanlagen

*valvis*, welche ziemlich groß sind. Ich habe im allgemeinen eine gute und gleichförmige Fixierung aller Gewebe bekommen. Eine unüberwindliche Schwierigkeit bieten, wie zu erwarten war, die einen gewaltig großen Saft Raum enthaltenden Embryosäcke vor und während der Zellbildung. Denn an diesem Stadium tritt ein Zusammenschrumpfen des Embryosacks unvermeidlich ein. Der Zellinhalt wird doch dabei gut fixiert. Auch zum Fixieren größerer angiospermer Samenanlagen, wie z. B. von *Helleborus*, fand ich dieses Gemisch vorzüglich geeignet. Die großen Embryosäcke dieser Pflanze sind in allen Teilen gut fixiert und enthalten sehr schöne Kernfiguren.

Als Versuchsobjekte hatte ich besonders die Samenanlagen zweier Cupressineen erwählt, nämlich *Callitris quadrivalvis* und *Cupressus Gouveniana*, welche im Kalthaus aufgestellt zahlreiche Zapfen trugen. Ihre Samenanlagen waren fast ohne Ausnahme bestäubt und enthielten im Nucellus einen bis mehrere Pollenschläuche. Die Embryosäcke waren im Februar ziemlich ausgewachsen, aber enthielten im Plasmatschlauch nur freie Kerne. Um die Entwicklung etwas zu beschleunigen, wurde der *Callitris*-Baum in ein wärmeres Zimmer gestellt, und gegen Ende April bekam ich an demselben völlig entwickelte Endosperme. Indessen waren diese nur in wenigen Fällen normal. Die meisten Samenanlagen waren taub und geschrumpft, andere enthielten normal aussehende Endosperme, die aber keine Spur von Archegonienbildung zeigten, noch andere hatten an der Stelle der Archegonien nur eine mit desorganisiertem Gewebe gefüllte Spalte. Auch die mit Archegonien versehenen waren nicht immer normal, sondern hatten zuweilen außer der typischen, terminalen Archegoniengruppe auch hier und da kleinere solche Gruppen an den Seiten des Endosperms. Ein anderes Anzeichen der Abnormität zeigten diese Endosperme von *Callitris* dadurch, daß die Kerne der vegetativen Zellen von deutlich verschiedener Größe waren.

Die Cypresse, welche indessen im Kalthaus stehen geblieben war, zeigte sich in der Entwicklung des Embryosacks gänzlich abnorm. Die Zellbildung blieb in fast allen Embryosäcken völlig aus. Die Kerne im Wandplasma waren dabei zum Teil riesig groß geworden, zum Teil in sehr kleine Kerne zerfallen (Fig. 5 Taf. III). Noch am 11. Juni fand ich die meisten Embryosäcke in diesem Zustande. Andere waren ganz zusammengedrückt, wobei die Zellen der Chalaza einen gewaltigen Längenzuwachs erlitten hatten und den Raum erfüllten, den sonst das Endosperm einnehmen sollte. Nur einmal fand ich ein zelliges Endosperm mit jungen Archegonienanlagen.

Die Unregelmäßigkeiten im Bau und in der Entwicklung der Endosperme dieser beiden Pflanzen lassen sich wahrscheinlich auf Unregelmäßigkeiten im Verlauf der Kernteilungen im Embryosack zurückführen. Dafs die Kerne so ungleiche Gröfse haben, beruht wohl darauf, dafs sie sich amitotisch, statt mitotisch, geteilt haben. Die übermäfsig grofsen Kerne bei *Cupressus* (Fig. 5) sind wohl durch Kernverschmelzungen, welche schon mehrmals in Endospermen beobachtet worden sind, entstanden. Inwiefern dieses unregelmäßige Verhalten der Kerne auf die gleichmäfsige niedrige Temperatur, welcher die Pflanzen ausgesetzt gewesen, zurückzuführen ist, darüber wage ich keine Meinung auszusprechen.

Der Pollenschlauch von *Callitris quadrivalvis* stimmt mit denjenigen der bisher in dieser Beziehung untersuchten Cupressineengattungen *Juniperus*<sup>1)</sup> und *Thuja*<sup>2)</sup> in allem wesentlichen überein. Die deutlich umgrenzte generative Zelle mit ihrem grofsen Kern bleibt wenigstens sehr lange ungeteilt. Ich vermute, dafs sie sich wie bei jenen Gattungen gleich vor der Befruchtung in zwei Spmazellen teilt, aber ich hatte nicht Material genug, um dies konstatieren zu können.

Bei *Cupressus Goveniana* ist der Pollenschlauch wie bei anderen Cupressineen anfangs dünn, aber sobald er ein bischen im Nucellus vorgedrungen ist, erweitert er sich beträchtlich. Bei seinem weiteren Vordringen wächst er gern im Zickzack und zeigt eine Neigung, seitliche Ausstülpungen zu bilden. Dies beruht wahrscheinlich darauf, dafs dem Vordringen des Pollenschlauches ein Auflockern oder wenigstens eine chemische Veränderung der Zellwände im Nucellargeewe vorausgehen mufs. In der Spitzenregion des Nucellus ist das Gewebe sehr deutlich gelockert und die Veränderung des Gewebes dürfte allmählich nach unten vorschreiten, wenn auch eine sichtbare Lockerung des Gewebes hier nicht zustande gebracht wird. Wenn nun der Pollenschlauch schneller wächst als die Veränderung des Nucellargewebes nach unten fortschreitet, so wird er dazu gezwungen, Zickzackkrümmungen auszuführen oder seitliche Auswüchse zu bilden.

Der ganze lebende Inhalt befindet sich wie gewöhnlich im terminalen Teil des Pollenschlauches. Hier liegt im Plasma eine gemischte Gruppe von Zellen und Kernen. Gegen die Schlauchspitze zu liegen zwei Kerne, die in Gröfse und Bau keinen merkbaren Unter-

---

1) Belajeff, Ber. deutsch. bot. Ges., 11, 1893.

schied zeigen. Der eine dürfte der Kern des Pollenschlauches, der andere der Kern der sogen. Stielzelle sein. Gleich hinter diesen beiden Kernen fand ich in einigen kleineren und wahrscheinlich jüngeren Schläuchen eine ziemlich kleine, nackte, aber scharf umgrenzte Zelle, die auch im Schlauchplasma eingebettet war (Fig. 1 Taf. III). Dies ist die noch ungeteilte generative Zelle. Aber in den meisten Schläuchen lag statt derselben eine Zellgruppe, welche durch Teilung der generativen Zelle gebildet war. Die Zellen dieses generativen Zellkomplexes sind die Spermazellen. Ihre Anzahl kann verschieden sein, wenigstens sind vier vorhanden, öfters acht oder zehn, in ein paar sehr kräftigen Schläuchen zählte ich ungefähr 20 Spermazellen (Fig. 2). Möglicherweise bezeichnet dies verschiedene Entwicklungsstadien, aber ich möchte doch eher annehmen, daß die Zahl der Spermazellen von dem schwächeren oder kräftigeren Wachstum und der Nahrungsaufnahme der Pollenschläuche abhängig ist.

Die Form des generativen Zellkomplexes ist gerundet oder länglich, bei gröfserer Zellenzahl kann er auch eine unregelmäßige Form annehmen (Fig. 2). Die einzelnen Zellen zeigen nach aussen gewölbte Flächen, während sie gegeneinander durch ziemlich gerade Wände begrenzt sind. Alle diese Wandungen sind sehr dünn, sie geben mit Chlorzinkjod keine Zellulosereaktion und sind wohl nur Plasmahäute.

Das Fehlschlagen des Endosperms und des weiblichen Geschlechtsapparats in den Samenanlagen von *Cupressus Gowniana* verhinderte die Pollenschläuche nicht, sich weiter zu entwickeln. In Samenanlagen, die am 11. Juni fixiert waren, fand ich Pollenschläuche, die in die tieferen Schichten des Nucellus, in ein paar Fällen sogar bis an den Embryosack, vorgedrungen waren.

An diesem Entwicklungsstadium sind im generativen Zellkomplexe wichtige Veränderungen eingetreten (Fig. 3 und 4). Der ganze Komplex hat an Umfang zugenommen indem die Spermazellen gröfser geworden sind. Ebenso sind ihre Kerne gröfser geworden, und sowohl diese als das Cytoplasma sind an Inhalt reicher geworden. Die Spermazellen haben sich jetzt voneinander getrennt, so daß sie nunmehr nicht durch eine einfache, gemeinsame Haut vereinigt sind, sondern jede Zelle hat ihre eigene Plasmahaut und ist an den Ecken ein bischen abgerundet. Die beiden vegetativen Kerne liegen unverändert an der vorderen oder unteren Seite des generativen Zellkomplexes (Fig. 4). Dem Anschein nach sind die Spermazellen jetzt reif oder haben wenigstens ihre definitive Gröfse erreicht.

Der männliche Gamophyt von *Cupressus* unterscheidet sich also von demjenigen der übrigen Cupressineen erstens durch die größere Anzahl der Spermazellen und dann durch die frühzeitige Teilung der generativen Zelle.

Bei allen anderen bisher untersuchten Phanerogamengattungen werden zwei befruchtende Körper (Spermatozoiden, Spermazellen oder Spermakernen) gebildet. Aber bei den Coniferen erleidet dieser zweizählige Complex zuweilen eine Reduktion. Bei *Taxus*<sup>1)</sup> ist die eine Spermazelle sehr klein und verkümmert vor der Befruchtung, und dasselbe scheint bei *Podocarpus*<sup>2)</sup> der Fall zu sein. Bei den Abietineengattungen *Pinus*<sup>3)</sup>, *Picea*<sup>4)</sup> und *Abies*<sup>5)</sup> teilt sich nur der Kern, nicht aber der Zellkörper der generativen Zelle, und von den beiden Spermakernen ist nur der eine bei der Befruchtung tätig. Alle diese Gattungen haben also in jedem Pollenschlauch nur einen wirklich befruchtenden Körper. Die Cupressineengattungen *Biota*<sup>6)</sup>, *Juniperus*<sup>7)</sup> und *Thuja*<sup>8)</sup> besitzen dagegen in jedem Pollenschlauch zwei vollkommen entwickelte Spermazellen, die auch beide imstande sind, je ein Archegon zu befruchten. Diese Cupressineen sind also unter den Coniferen die einzigen Gattungen, bei denen der zweizellige männliche Zellkomplex keine Reduktion erleidet.

Da nun bei der Gattung *Cupressus* eine größere Anzahl von Spermazellen auftritt, so fragt es sich, ob der mehrzellige generative Zellkomplex sich aus dem zweizelligen Typus entwickelt hat, oder umgekehrt. Erstens ist dabei zu bemerken, daß die Befruchtung einer Mehrzahl von Archegonien öfters schon durch das Eindringen mehrerer Pollenschläuche in eine Samenanlage ermöglicht wird; und andererseits würde die Befruchtung von mehreren Archegonien in einer Samenanlage überhaupt kaum einen Vorteil bringen, weil ja doch nur ein Embryo zur Reife gelangen wird. Es ist deshalb weit wahrscheinlicher, daß die zahlreichen Spermazellen einen älteren Typus darstellen, aus welchem der gewöhnliche zweizellige Typus durch Reduktion hervorgegangen ist.

1) Strasburger, Histol. Beitr. IV; Belajeff, Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 9, 1891.

2) Coker, Bot. Gaz. 33, 1902.

3) Ferguson, Ann. of Bot. 15, 1901.

4) Miyake, Ann. of Bot. 17, 1903.

5) Miyake, Beihefte Bot. Centralbl. 14, 1903.

6) Strasburger, Histol. Beitr. IV.

7) Strasburger, l. c.; Belajeff, Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 11, 1893.



Wenn wir also annehmen, daß der Urtypus der Cupressineenreihe einen mehrzelligen generativen Zellkomplex gehabt hat, so kann diese Reihe nicht aus den noch existierenden, Spermatozoiden erzeugenden Typen, den Cycadeen und Ginkgoeen, abgeleitet werden. Denn in dieser phylogenetischen Reihe ist eine Reduktion der Zellenanzahl bis auf zwei schon durchgeführt, ehe noch ein Übergang von Spermatozoiden zu unbeweglichen Spermazellen stattgefunden hat, während dagegen in derjenigen phylogenetischen Reihe, welcher die Cupressineen angehören, der Übergang zu unbeweglichen Spermazellen eingetreten sein muß, ehe die Reduktion der Zellenzahl stattgefunden hatte. Als Stammform der jetzigen Cupressineen müssen wir einen Typus annehmen, dessen männlicher Gamophyt mehrere Spermatozoiden erzeugt hat.

Es wird wohl ziemlich allgemein vermutet, daß das mehrzellige Gebilde, das in den Pollenkörnern oder Mikrosporen der *Cordaïten* regelmäßig wahrgenommen wird, ein Spermogon darstellt, das wahrscheinlich in jeder Zelle ein Spermatozoid erzeugt hat.<sup>1)</sup> Wenn diese Deutung richtig ist, so ist jener Zellkomplex im Cordaïtenpollen das Homologon des generativen Zellkomplexes bei *Cupressus*, von welchem er sich dadurch unterscheidet, daß er sich innerhalb des Pollenkorns vor dessen Keimung (die vielleicht durch direktes Ausschwärmen der Spermatozoiden stattfand) angelegt wird. Ob die Cupressineen von den Cordaïten abstammen können, ist eine Frage, auf die ich mich nicht einlasse; aber jedenfalls kann unter den Vorfahren der Cupressineen irgend ein Typus existiert haben, dessen Pollenkorn ein solches mehrzelliges Spermogon enthalten hat.

Bei *Cupressus* dürfte der generative Zellkomplex zwar nicht im Pollenkorn, sondern im Pollenschlauch gebildet werden, aber die Teilung der generativen Zelle findet doch weit früher statt als bei den anderen Cupressineen, und auch dieser Umstand trägt dazu bei, diese Gattung als einen älteren Typus zu charakterisieren.

Aus dem Umstand, daß der männliche Geschlechtsapparat bei den Cupressineen überhaupt, und bei *Cupressus* im besondern einen weniger reduzierten Charakter hat als bei den übrigen Koniferen, darf natürlich nicht geschlossen werden, daß jene als Stammformen von diesen zu betrachten sind. Nur die Cupressineen sind so organisiert, daß jede der in einem Pollenschlauch erzeugten Spermazellen als solche funktionieren kann. Hier liegen ja die Archegonien zu

1) Potonié, Lehrb. der Pflanzenpaläontologie pag. 270; Oliver, The ovules of the older Gymnosperms. Ann. of Bot. 17, 1903, pag. 455.



einem einzigen Haufen zusammengedrängt, und die Spitze des Pollenschlauches kann sich über alle oder wenigstens mehrere ihrer Mündungen ausbreiten und seine Spermazellen auf dieselben verteilen. Bei den anderen Coniferen trifft jeder Pollenschlauch nur auf ein Archegon, und das Funktionieren mehrerer Spermazellen in einem Pollenschlauche ist daher ausgeschlossen. Diese verschiedenen Organisationen im Geschlechtsapparate bilden für das System sehr wichtige Charaktere, welche darauf hinweisen, daß die Cupressineen wahrscheinlich eine von den übrigen Coniferen früh abgetrennte und mit ihnen parallel laufende phylogenetische Reihe bilden. Und in dieser nimmt die Gattung *Cupressus* mit ihren zahlreichen und früh angelegten Spermazellen die unterste Stufe ein.

Upsala, den 22. August 1903.

### Erklärung der Tafel III.

*Cupressus Gouveniana.*

Fixierung Zinkchlorid-Essigsäure-Alkohol. — Seiberts Ölimm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. O. Vergrößerung 580.

Fig. 1. Spitze eines kleinen Pollenschlauches mit zwei vegetativen Kernen und ungeteilter generativer Zelle.

- „ 2. Spitze eines älteren, sehr großen Pollenschlauches mit zwei vegetativen Kernen und einem generativen Zellkomplex von ungefähr 20 noch zusammenhängenden Spermazellen.
- „ 3. Querschnitt einer Pollenschlauchspitze an einem weit späteren Entwicklungsstadium. Spermazellen sehr große, getrennt.
- „ 4. Längsschnitt einer Pollenschlauchspitze an demselben Stadium. Spermazellen große, getrennt. Vor ihnen die beiden vegetativen Kerne.
- „ 5. Partie vom Wandplasma eines abnorm sich entwickelnden Embryosacks. Kerne von sehr verschiedener Größe.

### Literatur.

Meyer, Arthur, *Praktikum der botanischen Bakterienkunde*. Jena (G. Fischer) 1903.

Unter einem gedruckten „Praktikum“ versteht man im allgemeinen ein Lehrbuch, welches in der Praxis des Hochschulunterrichts den Übungen zugrunde gelegt werden kann. Für das vorliegende Werk hat das aber nur in sehr beschränktem Maße Geltung. Eine systematische Durcharbeitung und Vorteilung des Stoffes, welche den Prinzipien der Pädagogik Rechnung trägt, wird gänzlich vermisst. Um in der zweiten Übung Nährgelatine bereiten zu können, soll z. B. der Praktikant ein Kapitel von 16 Druckseiten, d. i. den zehnten Teil des ganzen Buches, mit chemischen Formeln und Rezepten, mit Tabellen und detaillierten Literaturnachweisen vorher zu Hause durchstudieren. Wenn das, wie der Verf. betont, gefordert wird, damit „der Praktikant wissen kann, weshalb er seine Arbeit

später selbständig vorgehen kann“, so wäre es meines Erachtens zweckmäßiger, wenn der Kursleiter während der Arbeitszeit dem Praktikanten mündlich die nötigen Aufschlüsse gibt und ihn bezüglich der etwa noch möglichen Fälle, die in der Übung nicht vorgesehen sind, auf eigenes Nachdenken und auf das Literaturstudium verweist. Auf die räumlichen Verhältnisse und die übliche Ausrüstung der Unterrichtslaboratorien ist gleichfalls keine Rücksicht genommen. Soviel Heißluftkästen anzuschaffen, daß auch nur ein halbes Dutzend von Praktikanten gleichzeitig die vorgeschriebene Übung 1 ausführen kann, dürften wohl wenige Vorstände botanischer Laboratorien geneigt sein. So behält also das Buch seinen Wert als Praktikum nur für den Fall, daß ein einzelner Praktikant, dem ein ganzes, wohlausgerüstetes Laboratorium zur Verfügung steht, möglichst ohne fremde Hilfe lernen will, „wie man Bakterienspezies fängt, kultiviert, beschreibt und bestimmt“; und auch dann noch erscheint der Weg im Verhältnis zu dem erstrebten Ziel zu umständlich. Die theoretischen Abschnitte enthalten gar zu vieles, was auf die in den Übungen nicht vorgesehenen Fälle Bezug hat und „was man nicht nützt, ist eine schwere Last“, besonders beim Selbstunterricht und für jemand, der neben der Methode der bakteriologischen Forschung noch allerlei andere Dinge zu lernen hat.

Sieht man von dem unzutreffenden Titel ab, den der Verfasser für sein Werk gewählt hat, so erweist sich dasselbe als ein in vielen Fällen recht brauchbares Nachschlagewerk über die Methoden und Ergebnisse der botanisch-bakteriologischen Forschung, das besonders auch, weil es die wichtigere Literatur bis auf die Gegenwart berücksichtigt und weil es mit Übergehung aller rein technologischen und medizinischen Dinge die botanische Seite der Bakteriologie in den Vordergrund stellt, neben den eingebürgerten umfänglicheren Werken von Heim, Hueppe u. a. m. in den Laboratoriumsbibliotheken einen Platz verdient.

G i e s e n h a g e n.

**Martin, Ch. Ed., Le „Boletus subtomentosus“ de la Région Genevoise.**

Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz. Bd. II Heft 1. Bern 1903.

Mit Recht beklagt der Verfasser den Zustand der Verwirrung in der Benennung und Artumgrenzung der Hutpilze, die zum großen Teil auf die Sorglosigkeit und Ungenauigkeit der älteren und auch der neueren Bearbeiter zurückzuführen ist, zum Teil aber auch bedingt wird durch die außerordentliche Vielgestaltigkeit einzelner Arten, die eine alle Fälle einschließende Diagnose, wenn sie nicht von zahllosen naturgetreuen Abbildungen begleitet ist, für die Wiedererkennung der Art fast wertlos macht. Der Verfasser hat seine Studien auf eine einzige Art, *Boletus subtomentosus*, beschränkt, deren weitgehende Variationsfähigkeit bereits von P. Bulliard hervorgehoben worden ist. Er kommt zu dem Schluss, daß die Formenbildung zu dem Standort in gewisser Beziehung steht, daß die abweichenden Formen in verschiedenen Gegenden verschieden auftreten, daß *Boletus chrysenteron* Bull. und *B. irideus* Rost. zu *Boletus tomentosus* gehören. Einen besonderen Wert verleihen der sorgfältigen Arbeit die 18 Tafeln mit zahlreichen naturgetreuen Abbildungen von Exemplaren des Pilzes aus der Umgebung von Genf, auf deren Studium die Angaben der Arbeit beruhen.

G i e s e n h a g e n.

**Düggeli, Max, Pflanzengeographische und wirtschaftliche Monographie des Sibhales bei Einsiedeln** (Arbeiten aus dem Botan. Museum des

eidgenöss. Polytechnikums in Zürich XI). Zürich, Zürcher & Furrer 1903. pag. 222.

Das dem Botaniker von alter Zeit her bekannte, viele wertvolle Schätze bergende Sihltal bei Einsiedeln, welches Hochtal durch ein auffallend rauhes und kaltes Klima ausgezeichnet ist, soll in nächster Zeit auf eine Fläche von ca. 12 Quadratkilometern in einen Stausee umgewandelt werden. Die langgestreckte, düstere Ebene mit ihren interessanten, ausgedehnten, etwas melancholisch wirkenden Hoch- und Flachmooren, welche nur von wenigen Kulturfleichen, vereinzelt Wiesenstreifen und kleinen Gebüsch- und Waldpartien unterbrochen werden, sowie auch die 98 auf dem Gebiete des projektierten Sees liegenden Wohnhäuser und vielen Torfhütten werden auf ewige Zeiten verschwinden und einer lachenden Seefläche, umgeben von frischen Weiden und Wäldern, Platz machen müssen. Der Verfasser fasste deshalb den Plan, dieses dem Untergange geweihte Vegetationsgebiet nach allen Seiten hin exakt und gründlich zu erforschen und festzuhalten, um damit auch zugleich die Grundlage für die spätere Neubesiedelung des Seebeckens zu schaffen. Den geographischen, geologischen und klimatologischen Abschnitten folgt zunächst ein ausführlicher, äußerst vollständiger Florenkatalog, von dem einfachsten Phytoplankton bis hinauf zur vollendeten Kompositen. Grossen Wert legte der Verfasser besonders auf die niedere Schwebeflora des Wassers, deren Weiterentwicklung im zukünftigen Seebecken besonders studiert werden soll. Von pflanzengeographischem Interesse sind besonders die folgenden Phanerogamen, die auch auf der beigegebenen pflanzengeographischen Karte eingetragen sind. Es sind dies: eine seltene Graminee, das wohlriechende Mariengras (*Hierochloa odorata* Wahlb.), *Malaxis paludosa* Sw., welch kleines Knabenkraut in der Schweiz nur hier angetroffen wird, zwei seltene Juncaceen (*Juncus stygius* L. n. *supinus* Moench.), die Zwergbirke (*Betula nana* L.), der Siebenstern (*Trientalis Europaea* L.), eine typische Hochmoorpflanze (*Saxifraga hirculus* L.), *Meum athamanticum* L., *Lysimachia tyriflora* L., *Orchis Traunsteineri* etc. Weitere Kapitel behandeln in ausführlicher Weise die Pflanzengenossenschaften und deren Zusammensetzung. Verschiedene Profile durch die Hoch- und Flachmoore tragen wesentlich zum leichtern Verständnis des Stoffes bei. Geschichte und Herkunft der Pflanzen werden auch kurz berührt. Den Abschluss bilden Kapitel über die wirtschaftlichen Verhältnisse, sowohl in historischer Zeit als auch in der Gegenwart unter Benützung von zahlreichen handschriftlichen Quellen, vor allem aus dem Stiftsarchiv von Einsiedeln. Hegi.

**Atlas der Diatomaceenkunde von Dr. A. Schmidt** (Fortsetzung unter dem Titel: Vorläufige Erläuterungen zu Dr. A. Schmidts Atlas der Diatomeenkunde, herausgegeben von Dr. H. Helden, Rostock i. M. Leipzig, O. R. Reisland.

Der Schmidt'sche Atlas ist als unentbehrliches Hilfsmittel für das Studium der Diatomeen allgemein bekannt. Es ist deshalb sehr erfreulich, dass nach dem Tode des Verfassers ein anderer gründlicher Diatomeenkennner sich zu einer Ergänzung des wichtigen Werkes entschlossen hat. Die vorliegende Lieferung bringt auf 4 Tafeln die schön gezeichneten Abbildungen einer Anzahl teils fossiler, teils recenter Diatomeen; für die nächste Lieferung sind Formen von Nansen's Nordpolexpeditionen und der dänischen Grönlandexpedition in Aussicht gestellt. K. G.





Fig 1



Fig 2

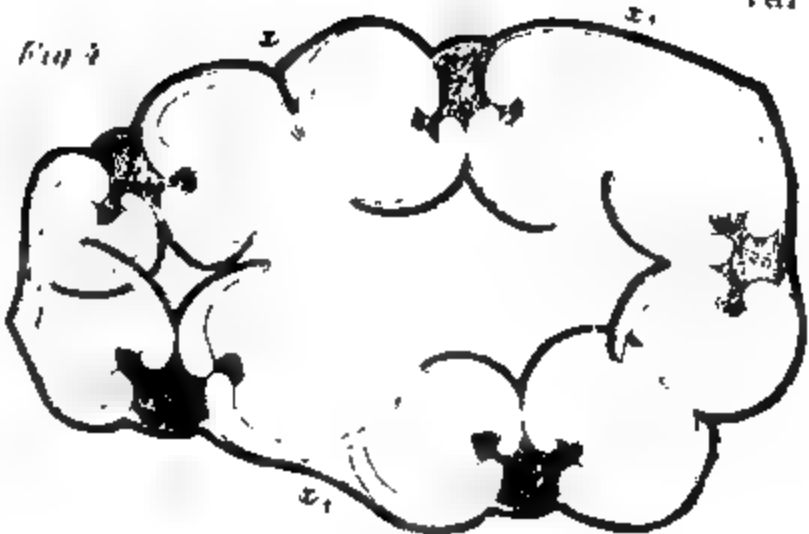


Fig 3



Fig 4



Fig 5

1 1 1 1

1 1 1 1 1 1 1 1



Fig 1

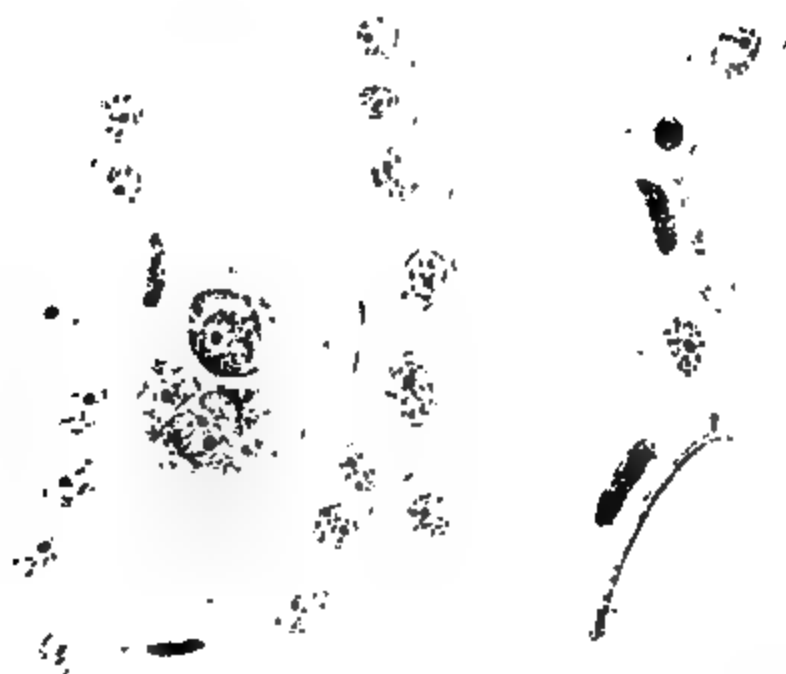


Fig 2.



Fig 5

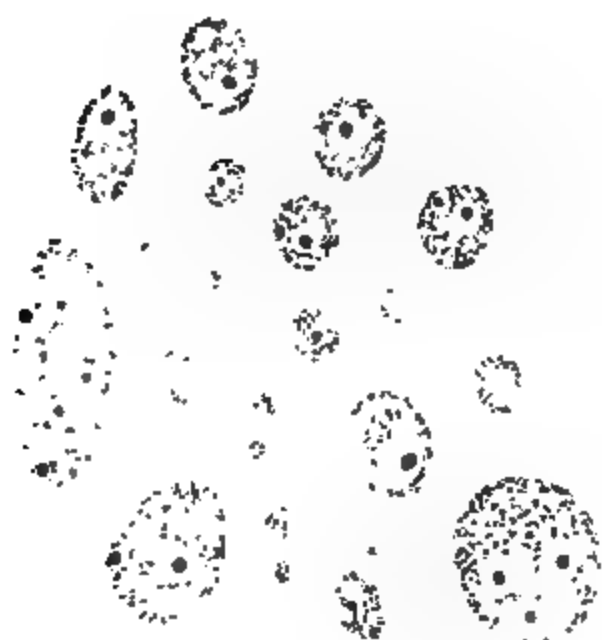


Fig 3



Fig 4









# FLORA

ODER

## ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN

VON DER

KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

HERAUSGEBER: Dr. K. GOEBEL

Professor der Botanik in München.

93. B A N D. J A H R G A N G 1904.

Heft II mit 1 Tafel und 45 Textfiguren.


Erschienen am 6. Februar 1904.

Inhalt: J. P. LOTSY, Die Wendung der Dyaden beim Reifen der Tiereler als Stütze für die Bivalenz der Chromosomen nach der numerischen Reduktion . . . . .	Seite 65—86
ZYGMUNT WOYCICKI, Einige neue Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von <i>Basidiobolus Ranarum</i> Eidam . . . . .	„ 87—97
K. GOEBEL, Morphologische und biologische Bemerkungen. 15. Regeneration bei <i>Utricularia</i> . . . . .	„ 98—126
C. STEINBRINCK, Über dynamische Wirkungen innerer Spannungsdifferenzen von Flüssigkeiten und ihre Beziehung zum Sattsteigeproblem der Bäume . . . . .	„ 127—154
F. W. C. ARESCHOUG, Zur Frage der Salzausscheidung der Mangrovepflanzen und anderer mit ihnen zusammen wachsender Strandpflanzen . . . . .	„ 155—160
F. W. NEGER, Über die Bildung von hibernakelähnlichen Sprossen bei <i>Stellaria nemorum</i> . . . . .	„ 160—163
LITERATUR: H. Klebahn, Die wirtswachsenden Rostpilze. — Vegetationsbilder. Herausgegeben von G. Karsten und H. Schenck. — On the physics and physiology of protoplasmic streaming in plants. By A. J. Ewart. — Grundriss der Naturgeschichte des Pflanzenreichs. Bearbeitet von Günther Ritter Beck von Mannagetta. — Die europäischen Laubmoose, beschrieben und gezeichnet von G. Roth. — Handbuch der systematischen Botanik. Von R. Ritter von Wettstein. — Vorlesungen über Pflanzenphysiologie von Dr. L. Jost. — Strasburger, Noll, Schenck, Karsten, Lehrbuch der Botanik . . . . .	„ 163—166

MARBURG.

N. G. ELWERT'SCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG.

1904.

 Diesem Hefte liegen Prospekte der Verlagsbuchhandlungen von Arthur Felix in Leipzig und Eugen Ulmer in Stuttgart bei, auf die besonders aufmerksam gemacht wird.



# Die Wendung der Dyaden beim Reifen der Tiereier als Stütze für die Bivalenz der Chromosomen nach der numerischen Reduktion.

Von J. P. Lotsy.

Mit 19 Textfiguren.

Es hat kürzlich Hugo de Vries in einem höchst interessanten Vortrag <sup>1)</sup> auseinander gesetzt, daß das geschlechtlich erzeugte Wesen ein Doppelwesen ist, dessen doppelte Natur sich auch histologisch nachweisen läßt. Seine Auseinandersetzungen stützen sich der Hauptsache nach auf van Beneden, Boveri, Häcker und zumal Sutton. Er zeigt, wie die Verschmelzung der beiden elterlichen Zeugungszellen eigentlich nie vollkommen ist. Bei einigen Tierformen ist diese sogar sehr auffallend unvollkommen, so bei Cyclops und Crepidula (einer Schnecke), wo die ganzen Kerne sogar während der größten Zeit des vegetativen Lebens völlig getrennt liegen. Dies trifft nun in der großen Mehrzahl der Fälle, wie bekannt, nicht zu. In weitaus den meisten Fällen enthalten die somatischen Zellen, ja enthält sogar die Zygote schon, nicht zwei nahe zusammenliegende Kerne, sondern nur einen einzigen.

De Vries verteidigt aber die Meinung, daß sogar bei völlig miteinander verschmolzenen Kernen ein unverschmolzener Rest bleibt; dieser Rest ist das Chromatin. Die Chromosomen in den Kernen der somatischen Zellen der geschlechtlich erzeugten Wesen sollen aus zwei unverschmolzenen, gleich zahlreichen Gruppen zusammengestellt sein, deren eine von der Mutter, deren andere vom Vater stammt. Erst bei oder kurz vor der Bildung der Fortpflanzungszellen sollen diese sich wieder trennen. Da de Vries seine Abhandlung ohne Figuren publiziert hat, ist es nicht ganz leicht, sich eine detaillierte Vorstellung über das Verhalten der Chromosomen, so wie de Vries sich das denkt, zu machen. Ich wurde, wollte ich die wichtigen Auseinandersetzungen verstehen, dadurch genötigt, mir die verschiedenen Möglichkeiten im Verhalten der Chromosomen während den Reifungsteilungen zurecht zu legen. Am besten gelangte ich zum Ziel durch die Annahme eines hypothetischen geschlechtlichen Wesens, dessen Zeugungszellen je ein einziges, dessen somatische Zellen also zwei Chromosomen enthielten. Dadurch, daß ich in meinen Figuren dem

---

1) H. de Vries, Befruchtung und Bastardierung. Leipzig, Veit & Co. 1903.  
Flora 1904.



Fig 1

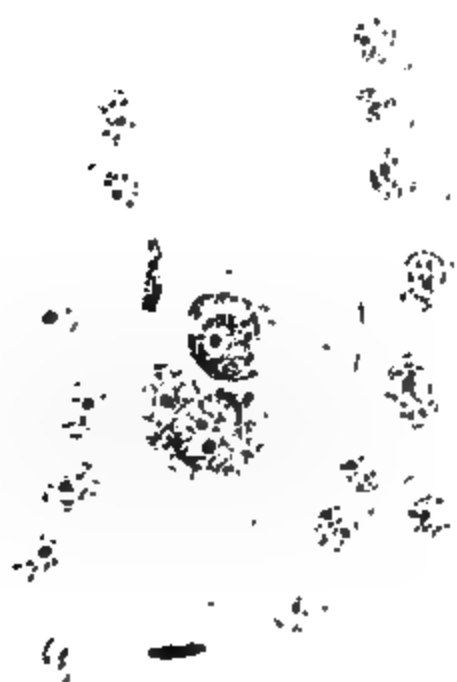


Fig. 2.



Fig 5



Fig 3

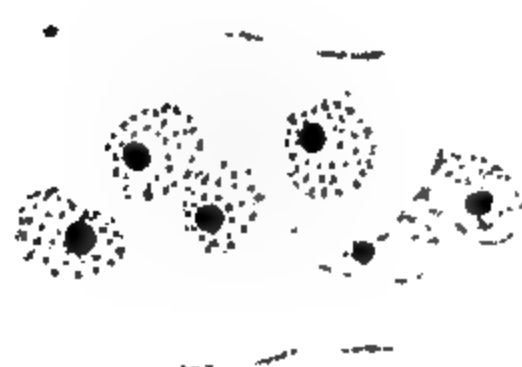


Fig 4







bestimmte Zellenart möchte ich mit einem Namen, welcher sowohl für primäre oocyte, primäre spermatocyte als für Makrosporenmutter-(richtiger -großmutter)zelle verwendet werden kann, belegen; ich wähle dafür den Namen Gonotokonten, von γονότοκος, der Nachkommenbildner. Dieser Gonotokont war dadurch bereits auffallend, daß er eine längere Ruheperiode durchmachen kann; in unserem nördlichen Klima kann diese Ruheperiode sogar viele Monate anhalten, indem der Gonotokont [als Sporenmutterzelle<sup>1)</sup> z. B. bei den Farnen] überwintert. Der Chromatinfaden des Gonotokonten hat sich aus  $2x$  Chromosomen gebildet. Es zeigt sich aber, daß während der Ruheperiode sehr bedeutende Änderungen stattgefunden haben, denn am Ende der Ruheperiode bricht der Faden nicht in  $2x$ , sondern nur in  $x$ -Chromosomen auseinander. Die numerische Reduktion der Chromosomen findet also ohne jede Vermittlung während der Ruheperiode des Gonotokonten statt.

Es zeigt sich dann, daß die aus dem Chromatinfaden hervorgehenden Chromosomen öfters bedeutend dicker sind als diejenigen, aus welchen sich der Faden gebildet hatte. Da die Zahl der Chromosomen auf die Hälfte reduziert, die Dicke bis auf das Doppelte gewachsen ist, liegt es auf der Hand, die dicken Chromosomen dadurch entstanden zu denken, daß zwei Chromosomen sich seitlich (mit den langen Seiten) aneinander geschmiegt haben.<sup>2)</sup> Die Reduktion der Chromosomen ist also nur eine scheinbare, denn de facto bestehen diese dicken Chromosomen aus zwei aneinander geschmiegt, sind also bivalent. Auch scheint es vorzukommen, daß die Bivalenz nicht durch seitliche Aneinanderschmiegung, sondern durch Hintereinanderliegen zustande kommt (Bivalenz von Häcker).

Ich werde also das erste Stadium des Gonotokonten als das univalente, das zweite als das bivalente bezeichnen. Im letzten Stadium, kurz bevor der Gonotokont zur Bildung der Gonen schreitet, finden wir öfters das bivalente Chromosom übers Kreuz gespalten, so daß eine Scheitelansicht uns eine Tetrade zu Gesicht führt. Ich möchte dies das Tetradenstadium des Gonotokonten nennen. Die Zahl der Tetraden ist also die Hälfte der Anzahl univalenter Chromosomen, welche zusammen den Chromatinfaden des Gonotokonten bildeten. Bei der jetzt stattfindenden Teilung, wodurch sich die Mutterzellen der eigentlichen Gonen bilden, kommt eine dieser Spaltungen zur Perfektion

1) Dieser Ausdruck ist eigentlich grundfalsch, es ist die Sporengroßmutterzelle.

2) Dies ist aber keineswegs zwingend, denn es konnte die größere Dicke

und erhalten die beiden Gonenmutterzellen je eine Dyade. Fassen wir jetzt einen bestimmten Fall ins Auge und beschäftigen wir uns mit dem Ursprung der Eizellen eines weiblichen Tieres (Fig. 1), dann zeigt sich jetzt in dieser Eimutterzelle ein ganz eigentümliches und, wie ich meine, höchst wichtiges Verhalten. Die Dyade fängt an, eine Wendung um  $90^\circ$  auszuführen, Grund, weshalb ich dieses Stadium das Wendungsstadium nenne. Bei der jetzt stattfindenden Bildung der reifen Eier tritt die zweite Spaltung des bivalenten Chromosomes ein und erhält jedes Ei resp. Polkörperchen sein univalentes Chromosom.

Bildung der weiblichen Fortpflanzungszellen höherer Tiere.

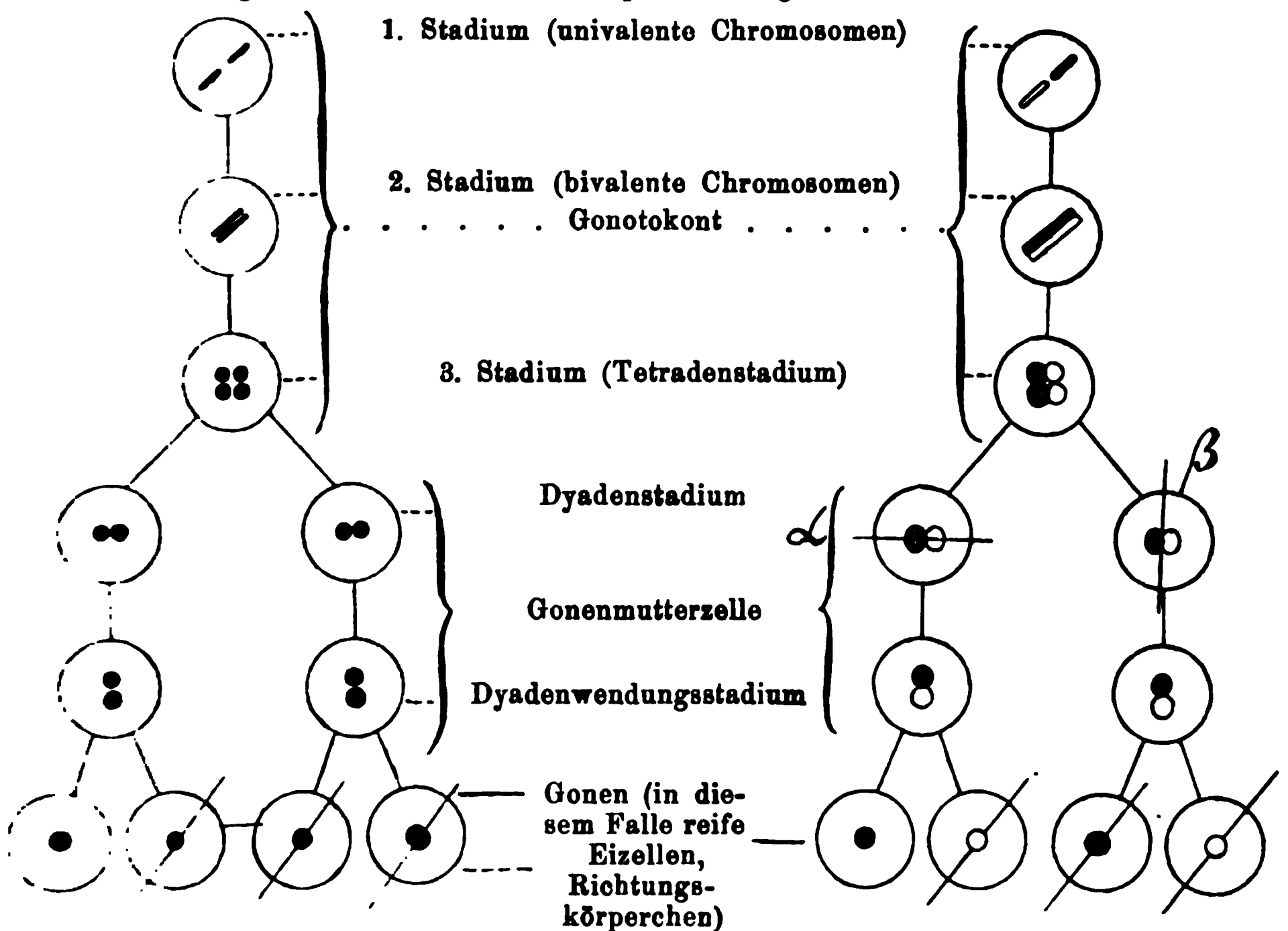


Fig. 1. Wahrgenommenes.

Fig. 2. Interpretierung.

Soweit die wahrgenommenen Facta; jetzt deren Interpretierung (Fig. 2). Die Hälfte der Chromosomen der Zellen des Kindes stammt vom Vater, die Hälfte von der Mutter. Diese bilden dadurch, daß sie sich der Länge nach aneinander legen, den Kernfaden. Da dieser durch Spaltung (Äquationsteilung) jedesmal auf die Tochterzellen übergeht, befinden sich in den Nucleis des Kindes während des ganzen somatischen Lebens sowohl väterliche wie mütterliche Chromosomen. Da die absolute Zahl für unsere Zwecke ganz nebensächlich ist, wieder-


hole ich, daß wir einen ganz hypothetischen Fall annehmen, wobei die Fortpflanzungszellen je ein einziges Chromosom enthalten. Stellen wir die väterlichen Chromosomen durch einen lichten, die mütterlichen durch einen schraffierten Raum dar, dann wird der Chromatinfaden der somatischen Kerne so:  dargestellt. Der Gonotokont erhält also auch einen solchen aus zwei univalenten Chromosomen zusammengesetzten Chromatinfaden. Bei der sogenannten numerischen Reduktion legen diese Chromosomen sich z. B. der Länge nach aneinander (Stadium der bivalenten Chromosomen). Jetzt spalten sich beide Chromosomen, welche zusammen das bivalente Chromosom bilden, der Länge nach, und so entsteht das Dyadenstadium der Eimutterzelle. In der Eimutterzelle befinden sich also de facto noch zwei Chromosomen, ein väterliches und ein mütterliches, gerade wie in den somatischen Zellen, nur mit dem Unterschiede, daß bei den somatischen Zellen diese Chromosomen hintereinander, hier nebeneinander



Fig. 2a. Austoßung der Polkörperchen bei *Asterias*.

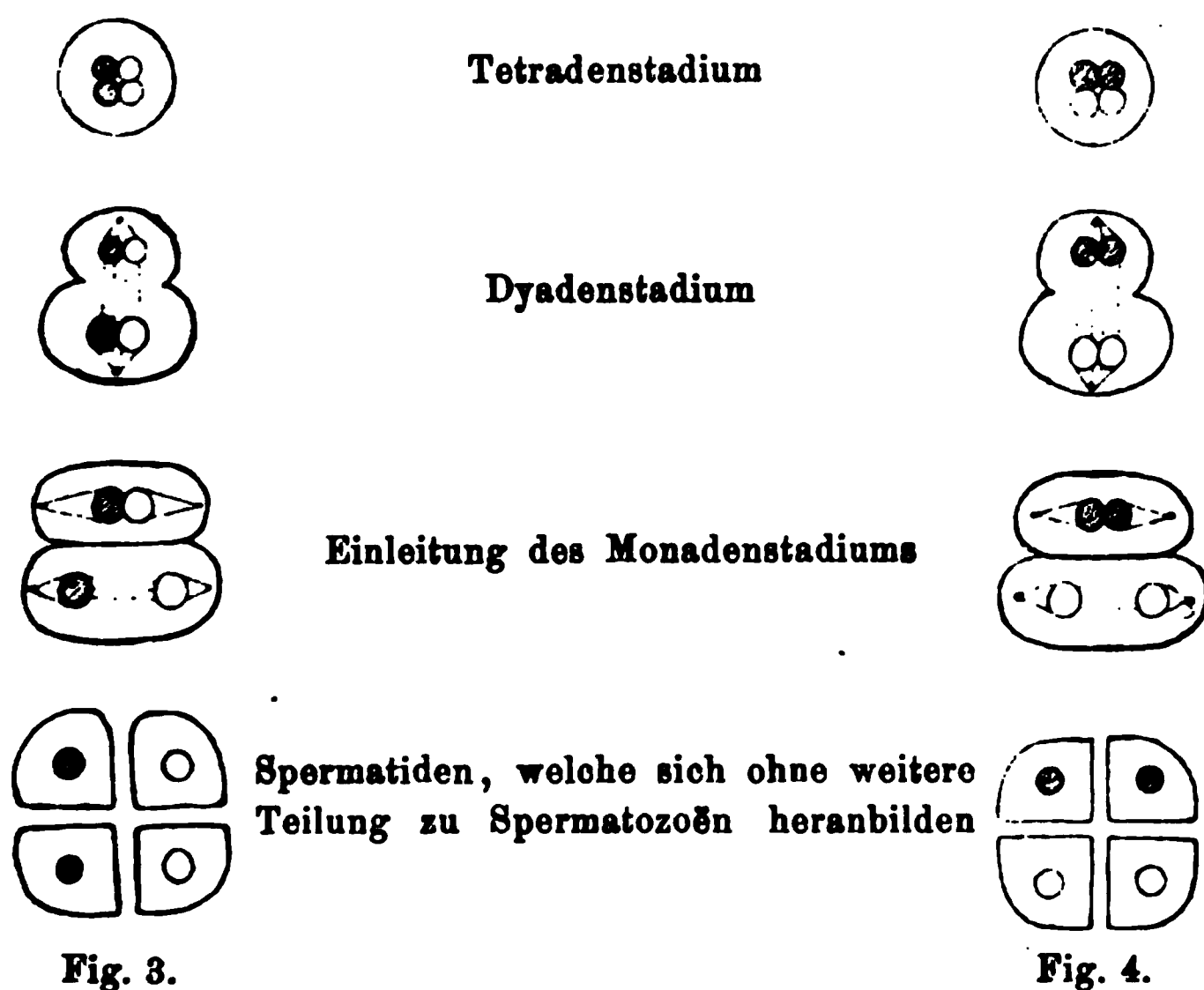
liegen. Es ist nun klar, daß die folgende Teilung (Fig. 2) sehr verschieden sein wird, je nachdem diese in die Ebene  $\alpha$  oder in die Ebene  $\beta$  stattfindet. Eine Teilung in der Ebene  $\alpha$  würde nichts Neues bringen, die Deszendenten würden wieder zwei Chromosomen, ein väterliches und ein mütterliches, erhalten; dagegen würde eine Teilung in der Ebene  $\beta$  eine Trennung zwischen väterlichen und mütterlichen Chromosomen bedeuten und die Teilungsprodukte würden je nur ein univalentes Chromosom enthalten. In welcher Ebene findet nun die folgende Teilung statt? Vorläufig tritt sie gar nicht ein. Es vollzieht sich zunächst eine Wendung, die deswegen von so hoher Bedeutung ist, weil sie die Richtung andeutet, in welcher das zweite Polkörperchen ausgestoßen wird, und weil diese Richtung dieselbe ist, in welche das erste Polkörperchen ausgestoßen wurde. Daß beide Polkörperchen nach derselben Seite ausgestoßen werden, geht aus obenstehender Figur von Hertwig bei *Asterias* zur Genüge hervor. Die Teilung findet also im zweiten Falle in eine Ebene parallel zu  $\alpha$  (Fig. 2) statt. Ohne Wendung<sup>1)</sup> würden also

1) Bei oben angenommener Lage der Chromosomen in der Tetrade kommen

beide Teilungen gleich sein; die Wendung bringt den fundamentalen Unterschied zwischen der ersten und zweiten Teilung hervor.

Dass diese Wendung keine zwingende Begleiterscheinung karyokinetischer Prozesse bei der Gonenbildung ist, geht aus dem Verhalten bei der Bildung der Spermatozoiden hervor. Auch dort enthält der Gonotokont am Schluss seiner Ruhezeit eine Tetrade, welche wir uns in ähnlicher Weise entstanden denken.

Es geht aus nebenstehenden Figuren hervor, dass das Dyadenstadium sich in ganz ähnlicher Weise wie bei der Bildung der Fortpflanzungszellen bildet. Aber — und dies scheint mir wichtig — ein



Wendungsstadium tritt jetzt nicht ein. Es braucht dieses auch nicht der Fall zu sein, denn die zweite Reifungsteilung findet in einer Richtung senkrecht zur ersten Reifungsteilung statt, wodurch gerade weil keine Wendung stattgefunden hat, der fundamentale Unterschied zwischen der ersten und der zweiten Teilung zustande kommt. Die eine ist auch hier eine Äquationsteilung, die andere aber eine Trennungsteilung, wodurch die vom Vater und von der Mutter beigetragenen Chromosomen sich wieder trennen. Es mag hier zugleich darauf aufmerksam gemacht werden, wie ein grosser Unterschied dadurch entsteht, ob die Ebene, in welcher das mütterliche Chromosom liegt, zur ersten Teilungsebene parallel oder senkrecht verläuft. Die

Fälle werden in Figg. 3 und 4 diagrammatisch angegeben. Es zeigt sich, daß in Fig. 3 die erste Teilung eine Äquationsteilung, die zweite eine Trennungsteilung ist, in Fig. 4 dagegen die erste eine Trennungsteilung, die zweite eine Äquationsteilung ist. Wir kommen auf diesen Punkt noch näher zurück. — Es kommt mir vor, daß sich manche beschriebene Reifungsteilung in dieser Weise erklären läßt. In einem für Botaniker geschriebenen Artikel brauche ich wohl nicht die zumal von Strasburger ausgearbeitete Ansicht näher zu begründen, daß der Gonotokont bei Pflanzen mit dem Namen Makrospore resp. Mikrospore angedeutet wird, denn man stimmt jetzt wohl allgemein Strasburgers Ansicht bei, daß der Gonotokont die Stammzelle des Gametobionten (bei Pflanzen Gametophyten) ist. Daß dieser Gametobiont bei den Tieren sehr reduziert ist, ja de facto sich auf die Bildung von Sexualzellen beschränkt und ganz im Körper des Sporobionten eingezogen ist, während er bei den Farnen als Prothallium ein freies Leben führt, hat für Botaniker nach Hofmeisters klassischem Nachweis des Verbandes zwischen dem damals sogenannten Endosperm der Coniferen und dem Prothallium der Farne keine Schwierigkeit.

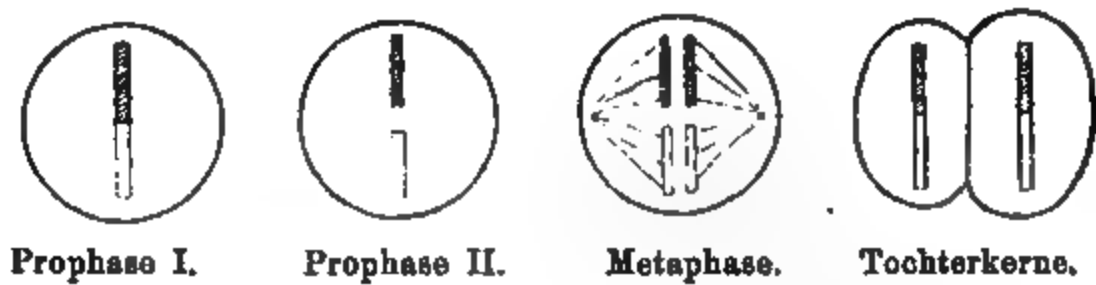


Fig. 5.

Lafst uns jetzt einmal die Hauptzüge der Reifungsteilungen verfolgen. Was die Tetradenbildung betrifft, so sagt Wilson, l. c. pag. 246: „With a few apparent exceptions, described hereafter, the tetrads or their equivalents (rings, crosses, and the like) always arise by a double division of a single primary rod or mass.“ Diese Teilung konnte auf zwei verschiedene Weisen zustande kommen. Versuchen wir eine weitere Analyse. Gehen wir wieder von unserem hypothetischen Wesen mit seinen monochromosomen Zeugungskernen aus. Bei normaler Karyokinese erhalten wir dann das in Fig. 5 gezeichnete Schema. Am Anfang der Prophase finden wir zwei hintereinander liegende Chromosomen, welche sich am Ende der Prophase getrennt haben und erst jetzt als Chromosome unterscheidbar sind. Während der

während der Ana- oder Telophase (in Fig. 5 nicht gezeichnet) nach den Polen der achromatischen Figur hingezogen und legen sich später in den Tochterkernen wieder hintereinander, gerade wie sie im Mutterkern lagen. Die Teilung ist eine reine Äquationsteilung. — Wir wissen, daß während der Ruheperiode des Gonotokonten die Zahl der Chromosomen um die Hälfte abnimmt. Da kein Chromatin ausgestoßen wird, müssen wir wohl annehmen, daß diese letzteren der Zahl nach reduzierten Chromosomen in Wirklichkeit aus zwei Chromosomen bestehen, bivalent sind. Diese Bivalenz kann nur auf zwei Weisen zustande kommen; entweder sind die Chromosomen in der Länge  oder in der Breite  bivalent. Für letzteres spricht in manchen Fällen der Umstand, daß diese Chromosomen bedeutend dicker sind als die univalenten; dazu scheint die letzte Mitteilung Farmers diesen Punkt für einige Fälle ziemlich sicher zu stellen, während die ebenfalls recenten Untersuchungen Suttons hingegen den ersten Fall nachzuweisen scheinen. Lassen wir den Punkt vorläufig beiseite. Der zweite Punkt ist, daß die auftretende Tetradenzahl bei den höheren Tieren immer halb so groß ist als die Zahl der univalenten Chromosomen. Daß also je eine Tetrade aus je einem bivalenten Chromosom entsteht, ist wohl kaum zu bezweifeln. Da fragt sich, welche Möglichkeiten gibt es, um aus einem solchen bivalenten Chromosom eine Tetrade zu bilden.

Nimmt man an, daß die Bivalenz der Länge nach gebildet wird, wie Häcker will, dann gibt es zwei Weisen, welche sich abspielen können. Zunächst durch zwei senkrecht zueinander stehende Längsspaltungen (Fig. 6). Die Teilungsprodukte blieben dann bivalent, die Tetrade wäre mit acht univalenten Chromosomen homolog.

Die zweite Weise würde durch eine Längs- und eine Querspaltung eine Tetrade liefern (Fig. 7). Diese Tetrade wäre dann vier univalenten Chromosomen homolog. Sie vermöchte aber, von den Polen gesehen, nicht den Eindruck einer Tetrade zu erwecken.

Ich glaube von den beiden möglichen Weisen die erste für unrealisierbar halten zu dürfen und zwar eines gültigen Grundes wegen. Da aus dem Gonotokonten vier Gonen entstehen, von welchen jede ein einziges univalentes Chromosom enthalten wird, ist diese Weise



Fig. 6.

Fig. 7.



ausgeschlossen, denn aus ihr würden vier Zellen entstehen, welche je ein bivalentes Chromosom enthielten. Die zweite wäre aber realisierbar, wenn die bivalenten Chromosomen nicht bedeutend dicker wären als die univalenten und wenn sie von der Polansicht betrachtet nicht



Fig. 8.

den Eindruck einer Tetrade erweckten; von der Seite gesehen, würden sie doch einen Tetradeindruck machen (Fig. 8).

Es würde das der Fall sein, welcher bei Cyclops in der Metaphase realisiert zu werden scheint. Wir kommen darauf näher zurück.

Da der erste Fall also ausgeschlossen, der zweite nur für jene Fälle gültig sein kann, wo die entstehenden Chromosomen in der Scheitelansicht nicht den Eindruck einer Tetrade erwecken, bleibt der Fall zu erklären, wie dicke Chromosomen mit Tetradenscheitelansicht entstehen können. Dies scheint mir am einfachsten durch seitliche Bivalenz mit einer Kreuzteilung zu realisieren; trotzdem beide Längsteilungen sind, ist die eine eine Äquationsteilung, die andere eine Trennungsteilung (Fig. 9).

Fig. 9.

Es fragt sich jetzt, wie würden diese beiden möglichen Teilungen sich bei der Eireifung verhalten, und ist vielleicht noch etwas Näheres

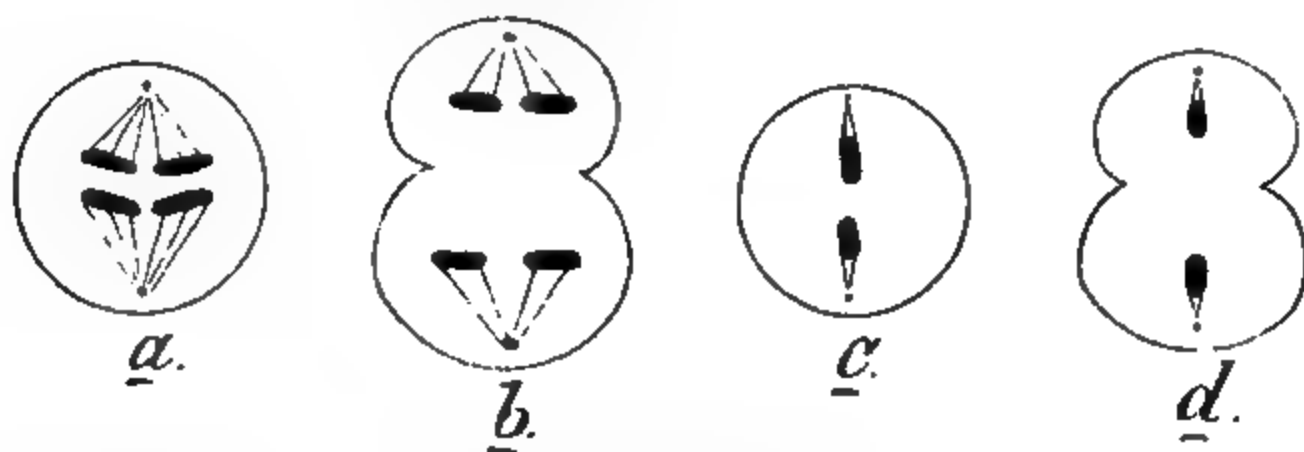


Fig. 10.

über die Lage der Chromosomen im Ei zu eruieren? Nehmen wir zunächst die beiden Reifungsteilungen bei einem hypothetischen Cyclops

dann die Metaphase am Anfang der ersten Reifungsteilung vor, *b* die Anaphase beim Ausstoßen des ersten Polkörperchens, *c* die Metaphase beim Anfang der zweiten Reifungsteilung (nach inzwischen stattgefundener Wendung), *d* die Anaphase beim Ausstoßen des zweiten Polkörperchens. Beide Polkörperchen werden, wie gesagt,

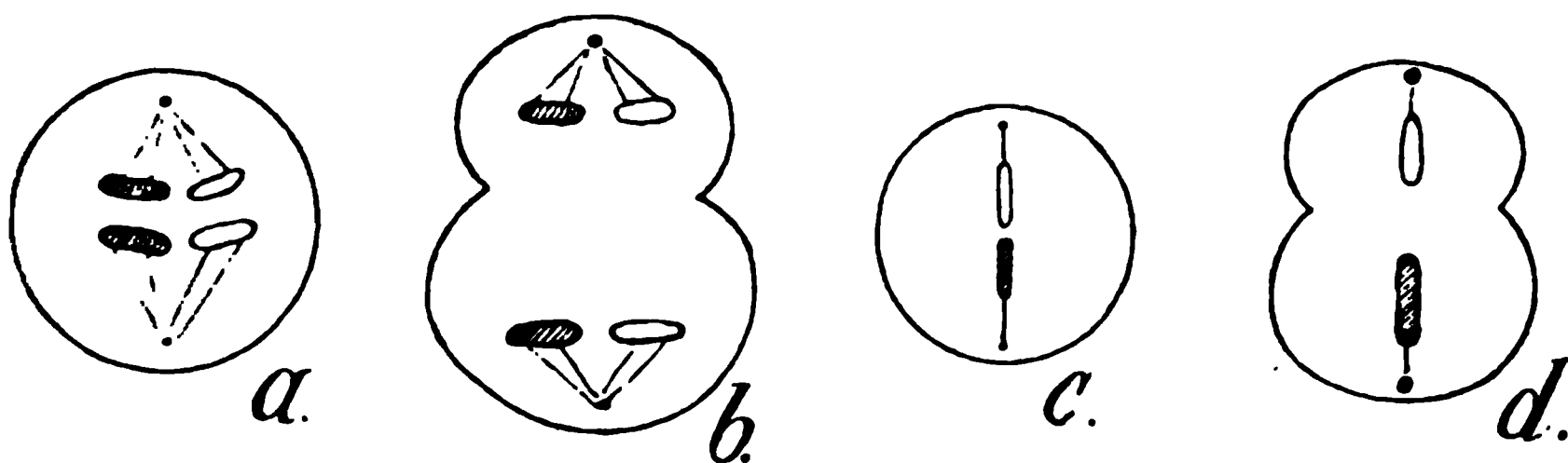


Fig. 11.

in derselben Richtung, hier nach oben, ausgestoßen. Auf diesen Fall paßt die oben angegebene Figur der Cyclopstetrad vollständig, d. h. es paßt der Fall, wobei die longitudinale Spaltung parallel dem Äquator des Eies verläuft. Die Figuren *a—d* (Fig. 11) zeigen das zur Genüge. Es ist demnach die erste Teilung eine Äquationsteilung, die zweite eine Trennungsteilung.

Es ließe sich nun noch der Fall denken, daß die Ebene, in welcher die Longitudinalspalte liegt, nicht parallel zur Äquatorebene

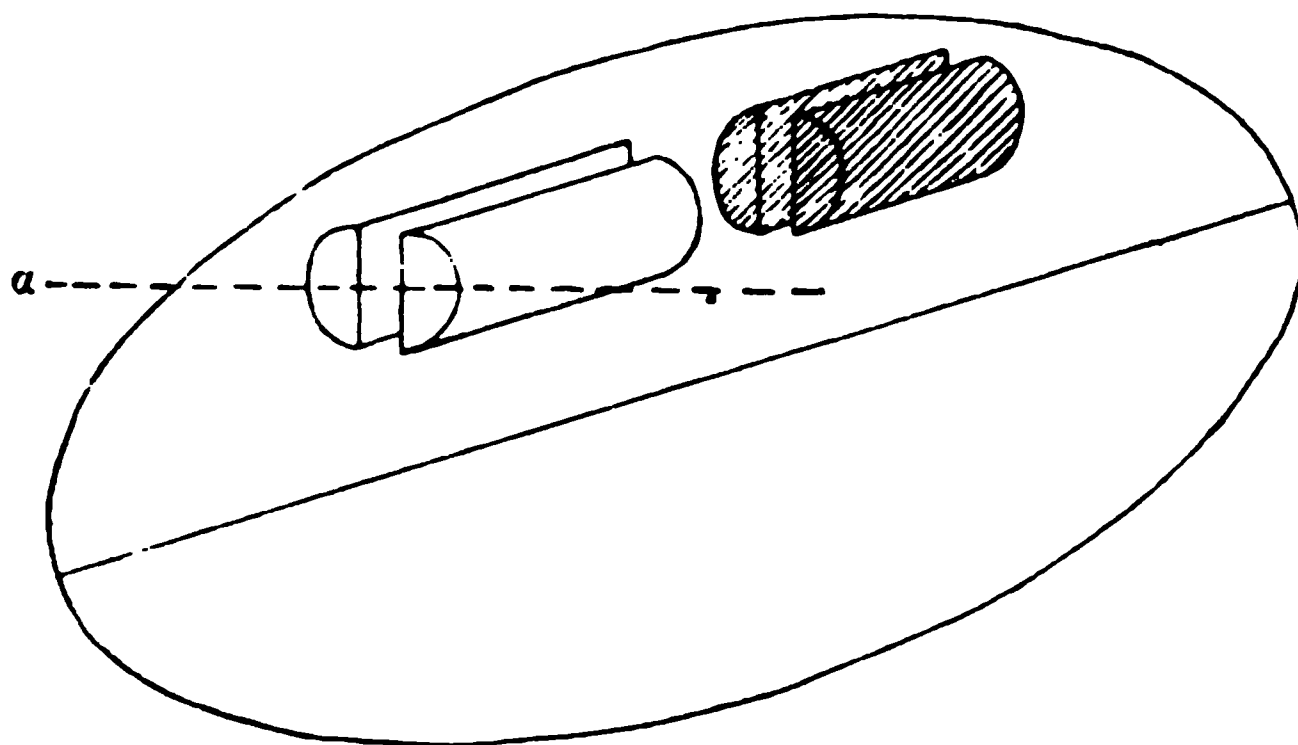


Fig. 12. Äquatorebene.

verläuft. Zwei Fälle wären da möglich; in beiden würde die Ebene senkrecht zur Äquatorebene stehen, im ersten horizontal und senkrecht, im zweiten vertikal und senkrecht, wenn ich es so ausdrücken darf. Nehmen wir den Fall, die Tetrade stände horizontal, aber der longitudinale Spalt senkrecht zur Äquatorebene. Da das erste Pol-

körperchen nach oben ausgestoßen wird, würde die erste Reifungsteilung in einer Ebene, welche von  $\alpha$  in Fig. 12 (parallel der Äquatorebene) angegeben wird, stattfinden. Das Resultat würde eine einfache Äquationsteilung sein, wie sie bei normaler Karyokinese stattfindet. Durch die darauf stattfindende Drehung würde die zweite Reifungsteilung eine Art Trennungsteilung sein, aber als notwendiges Postulat die Anwesenheit von zwei väterlichen oder zwei mütterlichen Chromosomen in den Fortpflanzungszellen mit sich bringen, was unserem hypothetischen Falle nicht entspricht. Dieser Fall ist also undenkbar.

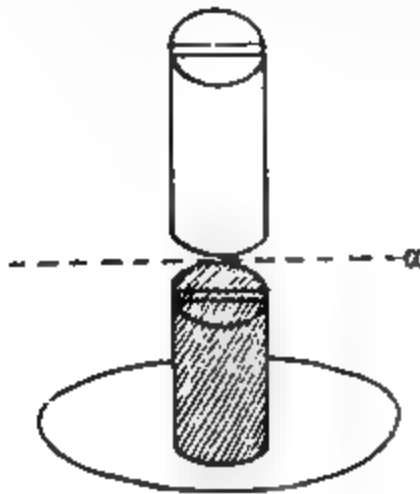


Fig. 13. Äquatorebene.



Fig. 14.

Der zweite Fall würde körperlich wie Fig. 13 vorzustellen sein. Bei der ersten Teilung ( $\alpha$ ) würden dann die väterlichen und mütterlichen Chromosomen voneinander getrennt werden; durch die danach stattfindende Drehung würde dann bei der zweiten Reifungsteilung die Äquationsteilung stattfinden. Sie würde zum Zweck führen: Die Anwesenheit eines einzigen univalenten Chromosoms in den Fortpflanzungszellen. Sie entspricht aber nicht dem Bild der Metaphase der ersten Reifungsteilung bei Cyclops, realisiert sich also dort wenigstens wohl nicht. Der Unterschied zwischen beiden wäre weiter, daß bei ersterer die erste Reifungsteilung eine Äquationsteilung, die zweite eine Trennung ist, während hier der umgekehrte Fall sich ergeben würde.

Läßt sich nun noch etwas von der Lage der Tetrade eruieren bei solchen Fällen, wo die Scheitelansicht eine Tetrade ist, und wo also das seitlich bivalente Chromosom nach meinen Anschauungen auftritt.

Es können auch hier wieder zwei Fälle auftreten. Entweder kann das mütterliche (schraffiert angegebene) gespaltene Chromosom

erste Fall wird von Fig. 14 dargestellt. Dieser Fall ist, wenn wir nur die Scheitelansicht berücksichtigen, einfacher in dieser Weise darzustellen:



Die Teilung würde dann nach Fig. 15 verlaufen. Die erste Teilung würde eine Äquationsteilung, die zweite eine Trennungsteilung sein. Sie entspricht allen Anforderungen und ist möglicherweise bei *Ascaris* realisiert. Die andere Möglichkeit wird von dem in Fig. 16 dargestellten Schema verdeutlicht. Auch sie ist möglich, denn auch sie führt zum Zweck und auch bei ihr würde die Wendung der Chromo-

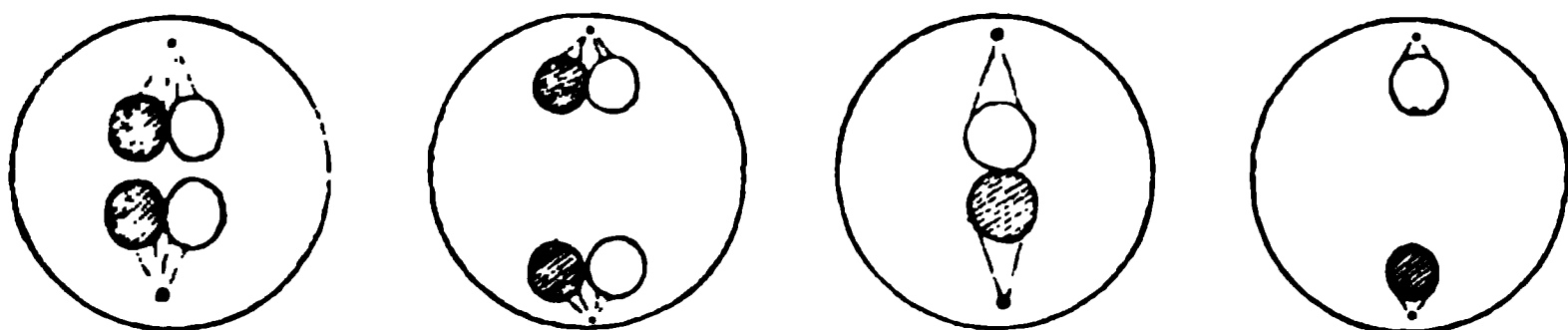


Fig. 15.

somen notwendig sein, um die Trennung jetzt zwischen zwei väterlichen und zwei mütterlichen Chromosomen zustande zu bringen. Der einzige Unterschied zwischen beiden wäre, daß im letzteren Falle die erste Teilung eine Trennungsteilung wäre, die zweite eine Spaltung. Möglicherweise ist auch sie bei *Ascaris* realisiert, denn theoretisch besteht zwischen beiden modi procedendi kein Unterschied, beide führen zum Zweck. Diese beiden morphologisch ununterscheidbaren Möglichkeiten legen die Frage nahe, ob es sogar nicht möglich wäre,

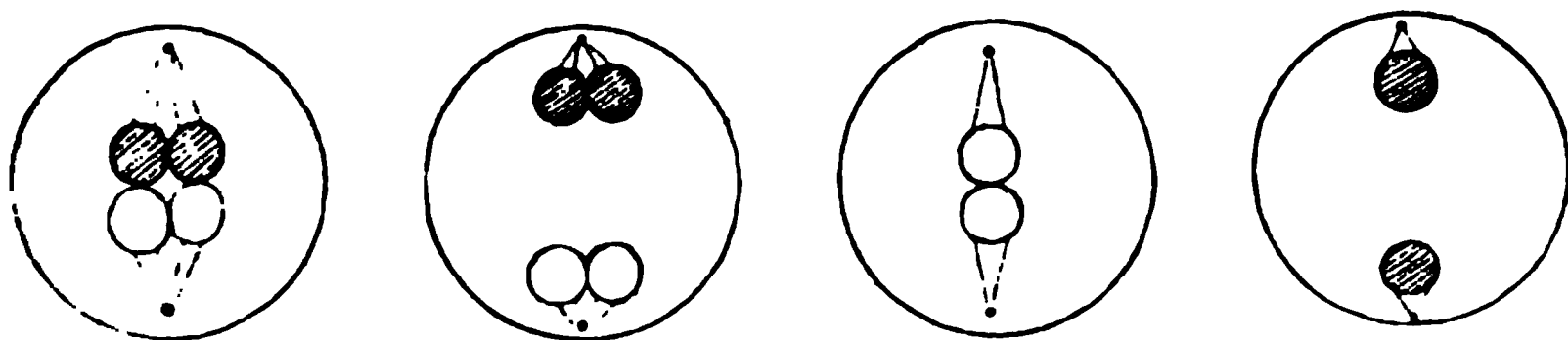


Fig. 16.

- daß bei ein und demselben Individuum das eine Mal der eine, das andere Mal der andere Weg eingeschlagen wird. Falls es sich herausstellen sollte, daß die Trennungsteilung identisch der heterotypischen Teilung von Flemming ist, die Äquationsteilung der homöotypischen, gibt es für eine derartige Anschauung sogar gewisse Anknüpfungspunkte. Flemming gibt nämlich im Arch. f. mikrosk. Anatomie 1887 pag. 401 an, daß die heterotypische Teilung sowohl bei der ersten als bei der zweiten Reifungsteilung vorkommen kann.

Cyclops ergab uns also als wahrscheinliches Resultat, daß die erste Reifungsteilung eine Äquationsteilung ist. Sind nun auch Fälle bekannt, wo die erste wahrscheinlich eine Trennung ist? Wir sahen ja, daß sich dies bei Fällen doppelter Längsspaltung nicht entscheiden läßt.



Fig. 17.

Für das Vorkommen solcher Teilungen sprechen aber die letzten Mitteilungen Farmers. Nach Farmers Anschauungen<sup>1)</sup> findet zunächst gar keine (oder lieber gesagt eine ganz ephemere, wieder spurlos vorübergehende) Längsteilung der seitlich bivalenten Chromosomen statt. Sein Fall kann also nie jene Fälle illustrieren, wo die Scheitelansicht permanent eine Tetrade ist. Fig. 17 illustriert seine Ansicht.<sup>2)</sup> Die erste Teilung ist also eine reine Trennung, die zweite eine Äquationsteilung. Bei seinen Anschauungen würde eine Drehung oder Wendung vor der zweiten Reifungsteilung nur dann Zweck haben, wenn die Richtung der Äquationsspalte prädestiniert wäre. Da er aber seine vorläufige Mitteilung mit keinen von tierischen Eiern entnommenen Figuren illustriert, mag dieser Punkt vorläufig beiseite gelassen werden. Seine in Aussicht gestellte definitive Arbeit mag diesen Punkt zu berücksichtigen haben. Es scheint aber bei Pflanzen auch wohl sicherlich der Fall vorzukommen, daß die erste Teilung nach der numerischen Reduktion eine Äquationsteilung, die zweite eine Trennungsteilung ist. Dafür sprechen namentlich Belajeffs Figuren von *Iris*.

Resümierend haben wir also bei *Cyclops* erst eine Äquations-, dann eine Trennungsteilung; bei *Ascaris* ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß die erste Teilung je nach Umständen eine Äquations- oder eine Trennungsteilung ist und die zweite Teilung dann die entsprechend entgegengesetzte ist, während bei Pflanzen anscheinend zwei Kategorien von Fällen vorkommen. Bei der ersten Kategorie ist die erste Teilung konstant eine Trennung (Farmer), bei der anderen konstant eine Äquationsteilung (Belajeffs *Iris*).

1) Proc. Royal Society 72 pag. 104 ff.

2) Die Figur ist von a nach f zu lesen; sie sollte eigentlich liegend gedruckt

Alle Differenzen in den Beobachtungen scheinen mir darauf zurückführbar zu sein, daß die erste Reifungsteilung entweder eine Trennungsteilung oder eine Äquationsteilung sein kann, wodurch dann die zweite zur entsprechend umgekehrten wird, und darauf, daß man nicht genügend beachtet hat, daß bei kreuzweiser Längsteilung beide Längsteilungen grundverschieden sind, trotzdem Correns solches bei seinen zygotischen Spaltungen bereits betont hatte.

Daß eine kreuzweise Längsteilung der beiden senkrecht zu einander stehenden Teilungsebenen zu grundverschiedenen Resultaten führt, mag die Fig. 18 nochmals illustrieren.

Ich halte es deswegen für überflüssig, näher auf die Fälle bei Pflanzen einzugehen, wo beide Teilungen longitudinal sind; sie widersprechen nicht dieser Vorstellung. Zwar könnte man von mir eine Analyse einer weit größeren Zahl von Fällen verlangen, doch würde dies den Rahmen eines „Flora“-Artikels nicht nur überragen,

Teilungen in dieser Ebene sind Trennungsteilungen.

Teilungen in dieser Ebene sind Äquationsteilungen.

Fig. 18.

es würde den Artikel selber ganz unlesbar machen. Möglich ist es, daß mancher Fall noch Schwierigkeiten machen mag, doch ich tröste mich mit dem, was Farmer in seinem interessanten Artikel<sup>1)</sup> über voraussichtlich nicht ausbleibende Kritik sagt: „Every one has plenty of the kind of friends who are anxious to detect and expose his errors“.

1) Stimulus and Mechanism as Factors in Organisation. New Phytologist 1903 pag. 194.

Flora 1904.

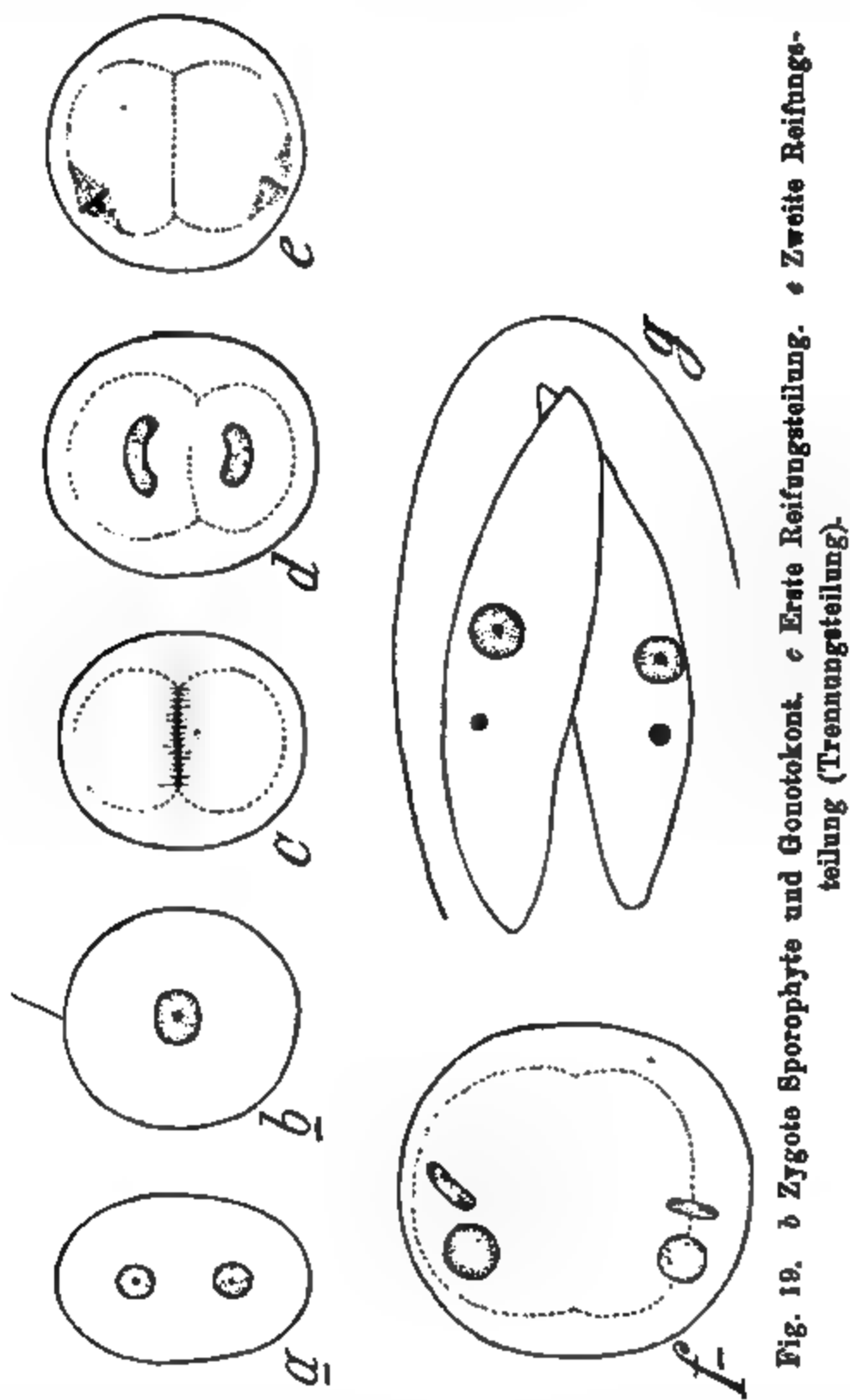






angebracht einmal zu sehen ob ähnliches vielleicht bei niederen Wesen vorkommt.

Sehen wir uns dazu zunächst den von Klebahn beschriebenen Fall bei *Closterium* an. Die dort kopulierenden Individuen weichen



in keiner Hinsicht von denen, welche nicht kopulieren, ab. Vor der Konjugation geschieht keine Reduktion; dies ist denn auch gänzlich überflüssig, da die Generation, welche wir *Closterium* nennen, die freilebenden Gonen, die Gametophyten selber sind. Aus demselben Grunde



Sporophyten dar. Ebenso würden weitere Äquationsteilungen der Zygote zur Bildung eines Sporophyten führen, welche Generation bei den Farnen ihren Höhepunkt erreicht. Weitere Fälle auszuführen, ist wohl überflüssig.

Selbstverständlich führt die Erkennung der Wichtigkeit der Vierzahl bei der Gonenbildung zum Schlusse, daß überall, wo vier Fortpflanzungszellen gebildet werden, die Zelle, aus denen sie entstanden, als Sitz der numerischen Reduktion zu betrachten ist. Da fragt man sich denn sofort: tritt bei den tetrasporenführenden Algen diese Reduktion vielleicht in der Tetrasporenmutterzelle auf? Bei *Dictyota*<sup>1)</sup> wurde dies bereits vor kurzem nachgewiesen, bei den Florideen findet sie auch wohl statt. Es ist demnach die aus den Tetrasporen hervorgehende Generation als Prothallium aufzufassen, folglich wären bei den Florideen die tetrasporenbildenden Individuen als die Sporophyten, die carposporenbildenden Individuen als die Gametophyten aufzufassen. Da z. B. *Chylocladia Kaliformis* am selben Individuum Tetrasporen und Carposporen bilden kann, wäre eine cytologische Untersuchung dieser Pflanze sehr erwünscht. Ob vielleicht in der Basidie der Basidiomyceten eine numerische Reduktion stattfindet, wäre zu untersuchen.<sup>2)</sup> Möglicherweise komme ich auf diese Fragen später noch einmal zurück. Es sind das Abschweifungen, welche mit meinem eigentlichen Thema nichts zu tun haben; ich beabsichtigte damit nur zu zeigen, wie sehr Strasburger recht hat, wenn er die Gonen als die Homologen der ungeschlechtlichen Vorfahren auffaßt.

Leiden, 28. Nov. 1903.

---

1) Lloyd Williams, New Phytologist 1903 pag. 184.

2) Wer je die Bildung der Basidien bei *Tremella* beobachtete, kann sich wohl kaum der Vorstellung verschließen, daß die große Ähnlichkeit mit Tetrasporen eine mehr als oberflächliche sein muß.





„Bei *Basidiobolus* beobachteten wir drei Perioden. Die sich fortbegebenden Kerne verschwinden außerhalb der Zygote; in die Zygote treten die bereits differenzierten geschlechtlichen Kerne ein, woselbst sie sich auch miteinander verschmelzen.

Bei *Spirogyra* vollzieht sich der ganze Differenzierungsprozess der Zellkerne in den Zygoten selbst; bei beiden (sekundären) geschlechtlichen Kernen, welche in der vierten Periode entstehen, findet keinerlei geschlechtlicher Austausch untereinander statt, weil sie als die Abkömmlinge eines und desselben Kernes erscheinen und in einer und derselben Zygote entstehen. Wir beobachten daher bei den Arten der Gattung *Spirogyra* eine scheinbar zweimal stattfindende Befruchtung, zuerst bei der Verschmelzung der primären und zum zweiten Male bei der Verschmelzung der sekundären Kerne.“

Unter Ausnutzung aller neuen Vervollkommnungen im Bereiche der Mikrotechnik vervollständigte D. G. Fairchild in seiner oben zitierten Abhandlung in der nachfolgend wiedergegebenen Weise das Bild des geschlechtlichen Entwicklungsprozesses dieses merkwürdigen Saprophyten.

Der Kern der vegetativen Zellen ist, nach seinen Worten, mit einem grossen, öfters vakuolisierten Kernkörperchen versehen. Dieses Kernkörperchen ist mit erstaunlicher Regelmässigkeit stets im Zentrum des Kernes gelagert. „Das Chromatingerüst, welches dieses Kernkörperchen umgibt, erscheint als ein Netz mit geschlossenen Maschen, öfter aber auch in Form weniger langer, gewundener Fädchen, die mit Chromatinscheiben besetzt sind.“<sup>1)</sup>

Einen gleichartigen Aufbau besitzen auch diejenigen Kerne, welche Fairchild in den Schnäbeln der beiden Nachbarzellen beobachtete, welche sich zum geschlechtlichen Prozesse anschicken (cf. Tab. XIII, Figg. 1 u. 2).

Zur Zeit der karyokinetischen Teilung dieser Kerne verschwindet das Kernkörperchen, die einzelnen Chromosome sammeln sich in der Mitte des Kernes. Die Kernspindel hat eine tonnenförmige Gestalt und besteht aus einem Bündel von Fäden, welche an den Polen in intensiv färbbaren Körnerchen endigen (cf. Tab. XIII, Figg. 4 u. 5).

---

1) l. c. pag. 134.



borski den *Basidiobolus* der von ihm „*Archimycetes*“ genannten Gruppe der niederen Pilze zu.

Im Jahre 1899 erschien in der Zeitschrift: „*Berichte der Akademie der Wissensch. zu Krakau*“, Fasc. II, Bd. XIV, eine weitere Untersuchung Raciborskis über die Kernteilung bei *Basidiobolus*, bei welcher der Autor zu folgenden Schlussfolgerungen gelangte: das Kernkörperchen verschwindet zur Zeit der Ansammlung des Archiplasmas an den Polen des Zellkerns; das Chromatin aber sammelt sich in Form von Streifen am Äquator des Kernes. Diese Streifen zerteilen sich dann in zwei, im Laufe der Zeit nach zwei entgegengesetzten Seiten auseinandergehende Streifen. Die Zellmembran bildet sich centropetal gerade in demjenigen Zeitpunkte, in welchem die bereits fertig formierten Tochterkerne soweit wie möglich voneinander entfernt stehen.

Dieses Faktum spricht, nach den Worten des Autors, für die Unabhängigkeit der Bildung der Zellmembran vom Zellkern<sup>1)</sup>.

Meine Untersuchungen über *Basidiobolus ranarum* Eidam, den ich im Herbst 1901 und 1902 in reichlichen Mengen in der Umgebung von Warschau in den Ausleerungen der Frösche fand, waren hauptsächlich darauf gerichtet, die Bedeutung und das Schicksal der Kerne in den Zygoten zu erklären, sowie auch darauf, die Frage über die Bildung der sogenannten „Zellplatte“ zu lösen. Indem ich mich auf die Hinweisungen Raciborskis stützte in bezug auf den Einfluss der Konzentration und der Zusammensetzung der Nährflüssigkeit auf das Wachstum und die Bildung der Zygote bei *Basidiobolus*, wendete ich zu den Kulturen auf trockenem Substrate 2proz. Agar oder 10proz. Gelatine mit einer Beimischung von 1% Pepton an; für die Kulturen im flüssigen Substrate gebrauchte ich einen mit Zitronensäure angesäuerten Pflaumenaufguss. Die Kulturen wurden auf dem Objektträger in der feuchten Kammer bei Zimmertemperatur (17° C.) angestellt. In verschiedenen Zeitintervallen vom Moment der Aussaat an, wurden die Kolonien unter Anwendung der Merkl'schen oder Kaiser'schen Flüssigkeit fixiert. Diese Fixativflüssigkeiten, welche zur Färbung nach der Heidenhein'schen Methode oder einfach mit Hämatoxylin nach Delafield von mir vorzugsweise angewendet wurden, ergaben die allerbesten Resultate. Außerdem wurden die in bestimmten Entwicklungsperioden der Konjugation der Zellen in einer Dicke von 1 bis 2  $\mu$  ausgeführten Schnitte zwecks

1) cf. l. c. pag. 31.



Entfernung der Fetttropfen während einiger Tage einer Behandlung mit einem Gemisch von 50 T. Wasser + 25 T. Alkohol + 25 T. Äther, oder 50 T. Alkohol + 25 T. Äther + 25 T. Schwefelkohlenstoff unterworfen.

---

In Anbetracht der Meinungsverschiedenheiten in den Arbeiten Fairchild und Raciborskis hinsichtlich der Bildung der „Zellplatte“, bestand, wie bereits erwähnt, das Hauptziel meiner Untersuchungen darin, diese Erscheinung definitiv aufzuklären.

Wie aus Figg. I<sup>A</sup> und I<sup>B</sup> (Taf. IV) ersichtlich, bildet sich die Zellmembran in centripetaler Weise, wobei beide Tochterkerne soweit als möglich sich von einander entfernen. Das Protoplasma der Conidien ist in diesem Stadium von gleichmäßig körniger Beschaffenheit, welche nur in der Nähe der Kerne und an den Enden der wachsenden Membrane ein wenig grobkörnig ist. (Figg. I<sup>A</sup> und I<sup>B</sup>.)

Obgleich bei der Kernteilung die Kernspindel ganz deutlich sichtbar ist, so gelang es mir doch niemals, die Verdickung, vermittelt deren die Bildung der Zellscheidewand vor sich geht, zu beobachten. Im Gegenteil: erst nach dem völligen Verschwinden der Kernspindel und nachdem sich die beiden Tochterkerne definitiv formiert haben, beginnt, übereinstimmend mit den Beobachtungen Raciborskis, die Bildung der Zellscheidewand von der Peripherie aus, d. h. von der Wandung der Mutterzelle aus nach dem Zentrum zu, und zwar in Form eines Diaphragmas, dessen Öffnung sich allmählich bis zur völligen Verschließung verengert.

Fig. 19 Taf. I der Arbeit Raciborskis und die Zeichnungen nach meinen Präparaten entsprechen einander vollständig<sup>1)</sup>.

Das aus den Conidien herauswachsende Mycel gibt im Laufe der Zeit, nach vier oder fünf, mitunter auch mehr Tagen, eine große Anzahl von Zygoten mit zwei Kernen in jeder. Nach den Untersuchungen Fairchild und Prof. Chmielevsky verschmelzen diese Kerne gewöhnlich früher oder später zu einem einzigen Kern.

Ich fand aber sehr viele Zygoten nicht mit zwei, sondern mit vier Kernen, d. h. gerade solche, wie sie Prof. Chmielevsky bei *Spirogyra* beobachtete. Derartige Zygoten besaßen meistens, wie solches Figg. II und III zeigen, eine noch außerordentlich dünne Membran, oder mit anderen Worten, es waren noch junge Zygoten; bei einigen Präparaten waren jedoch auch sogar alte, mit einer

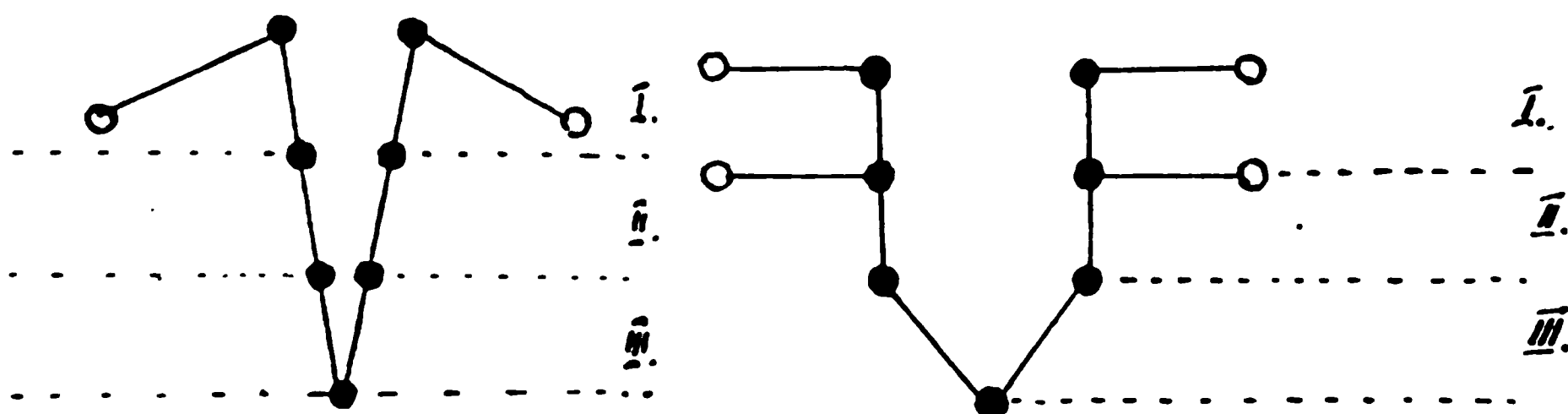
---

dicken, geschichteten Membran versehene Zygoten (der Darstellung Fairchilds in Fig. 15 Taf. XIV völlig entsprechend) gleichfalls noch mit vier deutlich sichtbaren Kernen versehen (cf. Fig. IV).

Erst im Herbst 1902 gelang es mir nachzuweisen, auf welche Weise diese vier Kerne in der Zygote entstehen.

Aus der vergleichenden Zusammenstellung der Präparate ergab sich, daß die zwei in die Zygote eintretenden Kerne später jeder für sich einer amitotischen Teilung unterworfen werden, als deren Resultat vier Kerne von annähernd gleicher Gröfse entstehen. (Figg. 2 und 3.) Zwei von ihnen unterliegen, ganz so wie bei *Spirogyra*, einer allmählichen Resorption (Figg. 4, 5 und 6); die anderen beiden verschmelzen entweder sofort miteinander, oder erst in den alten, völlig ausgebildeten, d. h. mit allen drei von Fairchild beschriebenen Membranen versehenen Zygoten (Figg. 6 und 7).

Hieraus ergibt sich, daß auch bei *Basidiobolus*, ebenso wie bei *Spirogyra*, in die Zygote geschlechtlich noch nicht völlig differenzierte Kerne eintreten, daß der Differenzierungsprozeß sich noch in der Zygote selbst vollzieht. Es muß deshalb das von Prof. Chmielevsky gegebene Schema in folgender Weise modifiziert werden:



Schema nach Prof. Chmielevsky.

Modifiziertes Schema.

Die Kerne sowohl der vegetativen, als auch der geschlechtlichen Zellen, ebenso auch die Conidien, zeigen bei jeder Art der Tingierungsmethode (z. B. durch das Delafield'sche Hämatoxylin, durch Safranin, durch die dreifache Färbung nach Flemming, durch die Biondi-Heidenhein'sche Lösung, durch das Heidenhein'sche Hämatoxylin etc.) in den Ruhestadien ein stark gefärbtes Kernkörperchen, von welchem die nur eine sehr schwache Färbung annehmenden Fäden auslaufen, wie solches Fig. VIII darstellt. Diese Fäden gehen unmittelbar in das Protoplasma der Zelle über.

Raciborski spricht seine Ansicht hierüber folgendermaßen aus: „Der außergewöhnlich große Kern enthält nur sehr wenig



Anhäufung der Chromatinstubstanz<sup>1)</sup> darstellt. Bei der karyokinetischen Teilung der Kerne verlängert es sich, ebenso wie jene, spindelförmig (cf. Fig. IX); darauf teilt es sich augenscheinlich in zwei mehr oder weniger gleich große, körnige Platten, welche nach dem Verschwinden der Kernmembran sich immer mehr und mehr voneinander entfernen (Figg. 10, 11 und 12), wobei sie eine Zeitlang mit den Fäden der Achromatinspindel verbunden bleiben. Wenn man den Prozess der Karyokinese bei *Taphrina Cerasi*<sup>2)</sup> mit dem eben beschriebenen vergleicht, so ergibt sich sowohl aus meinen, als auch aus den Abbildungen Fairchilds und Raciborskis, die notwendige Schlussfolgerung, dass dieser letztere Prozess wohl nur den auf den ersten folgenden zweiten Schritt einer „vereinfachten“ Karyokinese<sup>3)</sup> darstellt.

Was die Amitose in den Zygoten anbelangt, so spielt auch hier das Kernkörperchen eine maßgebende Rolle. Von ihm geht der Impuls zur Teilung aus, denn es schnürt sich zuerst ab (cf. Fig. XIV) und erst nach der definitiven Teilung, oder gegen Ende dieses Prozesses beginnt die Abschnürung des Kernes (cf. Fig. XV).

Das im Fortbewegungsstadium befindliche Kernkörperchen hat dann öfter die Gestalt einer Hantel (cf. Figg. 13 und 16), am häufigsten jedoch nimmt es die Form eines unregelmäßig gebogenen Ringes an, welcher anfänglich an einer Stelle, später aber auch, infolge der allmählichen Verdünnung und Ausdehnung, noch an andern Stellen durchbrochen erscheint (vgl. Figg. 14 und 15). Die Umrisse des Kernes sind hierbei unregelmäßig, wobei aber die Durchschnürung nicht immer zu Ende geführt wird, sondern zu einem gewissen Zeitpunkt tritt ein Stillstand ein und zwischen den beiden definitiv formierten Kernkörperchen tritt die Querscheidewand auf, an der entlang nachher die Spaltung der Tochterkerne erfolgt (Fig. 15). Zur Zeit der oben beschriebenen Prozesse unterliegt auch der Plasmahalt der Zygote auf verschiedenartige Weise einer starken Formveränderung. Das Protoplasma der konjugierenden Zellen hingegen ist kompakt, feinkörnig und mit verhältnismäßig großen Körpern angefüllt, welche

---

1) Ikeno ist folgender Ansicht über das Kernkörperchen bei *Taphrina*: „Der Chromatinkörper ähnelt im äußeren Aussehen einem Nucleolus, aber er weicht beträchtlich davon ab, sowohl in morphologischer und physiologischer, als in chemischer Beziehung. Er enthält wahrscheinlich Nuclein von etwas abweichendem Charakter und verhält sich wie ein Zellkern.“

2) Ikeno, l. c.

3) Auf Seite 11 l. c. heißt es: „Bei dieser Teilung wird deshalb aus einem Chromatinkörper ein einziges Chromosom gebildet, wir haben also wohl einen sehr einfachen Prozess der Chromosombildung vor uns.“



Alle diese Ergebnisse weisen, wie es mir scheinen will, in noch höherem Grade, als solches bis jetzt angenommen wurde, auf die verwandtschaftliche Verbindung des Basidiobolus mit Spirogyra hin.

Warschau, im Mai 1903.

### Erklärung der Abbildungen zu Taf. IV.

- IA.** Durchschnitt durch die Mitte eines keimenden Conidiums.
- IB.** Durchschnitt durch den Endteil eines keimenden Conidiums. (Gezeichnet mit der Zeichenkammer nach Zeifs; mit Obj. Nr. 6 und Ocular von Leitz.)
- II.** Junge Zygote mit vier Kernen. (Gezeichnet mit der Zeifs'schen Camera; Obj. Zeifs DD; comp. Ocular Nr. 18.)
- III.** Vier Kerne in der jungen Zygote. (Gezeichnet mit der Zeifs'schen Camera; Obj. Nr. 6, Ocular Nr. 4 von Leitz.)
- IV.** Reife Zygote mit vier Kernen, von denen zwei resorbiert zu werden beginnen.
- V.** Reifende Zygote mit vier Kernen.
- VI.** Reife Zygote mit zwei Kernen nach viertägiger Behandlung in einer Mischung von 50 Teilen Alkohol + 25 Teilen Äther + 25 Teilen Schwefelkohlenstoff.
- (Figg. IV, V und VI gezeichnet mit Obj. Nr. 8 und Ocular Nr. 4 von Leitz, mit Hilfe der Zeichenkammer von Zeifs.)
- VII.** Zygote mit ineinander verschmelzenden Kernen. (Gezeichnet mit der Zeichenkammer von Zeifs; Ocular Nr. 4, Obj. Nr. 8 von Leitz.)
- VIII.** Kern einer vegetativen Zelle des Mycel im Ruhezustande. (Gezeichnet mit der Zeichenkammer von Zeifs; Apochr. 1.5<sup>m</sup>, apert. 1.3, comp. Ocular Nr. 18.)
- IX, X, XI und XII.** Aufeinanderfolgende Teilungsphasen der vegetativen Kerne. (Gezeichnet mit der Zeichenkammer von Zeifs; Apochr. 1.5<sup>m</sup>, apert. 1.3, Ocular Nr. 8.)
- XIII, XIV, XV und XVI.** Amitotische Kernteilung in den Zygoten.
- (Fig. XIII: gezeichnet mit der Zeichenkammer von Zeifs; Apochr. 1.5<sup>m</sup>, apert. 1.3, comp. Ocular Nr. 12.)
- (Fig. XIV: gezeichnet mit der Zeichenkammer von Zeifs; Apochr. 1.5<sup>m</sup>, apert. 1.3, comp. Ocular Nr. 18.)
- (Fig. XV: gezeichnet mit der Zeichenkammer von Zeifs; Apochr. 1.5<sup>m</sup>, apert. 1.3, comp. Ocular Nr. 12.)
- (Fig. XVI: gezeichnet mit der Zeichenkammer von Zeifs; Obj. Nr. DD von Zeifs, comp. Ocular Nr. 12.)

# Morphologische und biologische Bemerkungen.

Von K. Goebel.

## 15. Regeneration bei *Utricularia*.

Mit 17 Abbildungen im Text.

In den vor einiger Zeit veröffentlichten Untersuchungen über Regeneration<sup>1)</sup> wurde auf das Verhalten von *Utricularia* nicht eingegangen, obwohl die Regenerationsfähigkeit der Blätter dieser merkwürdigen Pflanzengattung schon aus früheren Untersuchungen hervorging.<sup>2)</sup> Es geschah dies in der Hoffnung, ausgedehntere experimentelle Untersuchungen an verschiedenen Arten anstellen zu können. Leider sind nun aber die meisten der früher in Europa in Kultur befindlichen Land-*Utricularien* wieder aus den Gewächshäusern verschwunden; *Utr. reniformis*, *peltata*, *bifida*, welche früher in einzelnen Gärten, z. B. in Kew und in den botanischen Gärten in Marburg und München kultiviert wurden, sind hier nicht mehr vorhanden, und es gelang bis jetzt nicht, sie wieder einzuführen. Da das Regenerationsproblem gerade jetzt in lebhaftester Erörterung steht, so mag es berechtigt sein, zunächst die an den Wasser-*Utricularien* und den beiden einzigen noch in Kultur befindlichen Land-*Utricularien*, *U. longifolia* und *U. montana*, erhaltenen Ergebnisse mitzuteilen. Es handelt sich dabei um die an den „Blättern“ auftretenden Regenerationsercheinungen. Ich sehe hier ab von allen morphologischen Erörterungen, bezüglich derer ich auf frühere Arbeiten verweise, und gebrauche die Bezeichnung „Blatt“ in dem Sinne der beschreibenden Botanik, welche diesen Ausdruck bei den *Utricularien* auf die Organe anwendet, die habituell den Blättern anderer Pflanzen gleichen.

Bekanntlich sind die bisher untersuchten Blätter von Samenpflanzen dadurch ausgezeichnet, daß sie Wurzeln und Sprossanlagen

---

1) Goebel, Über Regeneration im Pflanzenreich. Biol. Centralbl. Bd. 22, 1902. — Weitere Studien über die Regeneration. Flora, 92. Bd. 1903 pag. 132. (Vgl. auch Regeneration in plants. Bulletin of the Torrey botanical Club 1903.)

2) Pringsheim, Zur Morphologie der *Utricularien*. Monatsbericht der Berliner Akademie 1869 und Gesammelte Abhandlungen, II, pag. 159; Goebel, I. Vergleichende Entwicklungsgeschichte (pag. 237), Schenks Handbuch, III, 1; II. Über die Jugendzustände der Pflanzen (Flora 72, pag. 41); III. Der Aufbau von *Utricularia* (ibid. pag. 293, 296); IV. Morphol. und biol. Studien, *Utricularia*





kungen einigermaßen zu kompensieren. Bessere Methoden werden hier wohl noch mancherlei Neues bringen. Einstweilen also sind alle Angaben über das Verhalten abgetrennter Pflanzenteile mit diesem Vorbehalt aufzunehmen.

## 2. Wasser-Utricularien.

Über die Sprossbildung auf den Blättern von *Utr. vulgaris* liegt eine Angabe von Pringsheim (a. a. O.) vor: „Eine dritte Reihe

Fig. 2. *Utricularia vulgaris*. Abgetrenntes Blatt, an welchem vier Adventivsprosse ( $A$ ,  $A_1$ ,  $A_2$ ,  $A_3$ ) entstanden sind (5fach vergr.). Die Adventivsprosse, welche, um sie deutlicher zu machen, zum Teil dunkel gehalten sind, sind in Wirklichkeit heller als das Blatt. von Sprossen entsteht auf den Blättern der alten Pflanze; sie er-

als auch noch in Verbindung mit derselben. Die Vegetationskegel, aus welchen sie hervorgehen, entstehen exogen vorzugsweise in der Nähe der Winkel der oberen Blattabschnitte. Ich habe 3—4 Sprosse auf einem Blatte angetroffen; sowohl an solchen Blättern, die noch mit der Mutterpflanze in Verbindung waren, als an abgeschnittenen.“ Es wird dann weiter angegeben, dass diese Sprosse mit den normalen im Wesentlichen übereinstimmen, aber kümmerlicher sich ausbilden, was übrigens jedenfalls von Kulturbedingungen abhängt. Die Angabe Pringsheims, dass der Ursprungsort dieser blattbürtigen Sprosse mit dem der Schläuche übereinstimme („sie entstehen exogen vorwiegend an den vorderen Blattabschnitten, meist in der Nähe des Winkels der Blattabschnitte — ähnlich wie die Schläuche“ a. a. O. II pag. 174) habe ich früher schon als irrtümlich bezeichnet;<sup>1)</sup> sie hängt mit seiner unhaltbaren Auffassung über die morphologische Bedeutung der Schläuche zusammen.

Untersucht wurden von mir *U. vulgaris*, *U. minor*, *U. intermedia* und *U. exoleta*. Diese Wasser-Utricularien sind zu Regenerationsversuchen sehr geeignet, man erhält an abgeschnittenen Blättern, die in Wasser oder Nährlösung schwimmen, schon nach wenigen Tagen blattbürtige Sprosse. Das Auftreten von Wurzeln ist bei diesen ohnehin ganz wurzellosen Pflanzen selbstverständlich nicht zu erwarten. Die einzelnen Arten (von denen teils gewöhnliche, teils die abweichend gestalteten Blätter von Winterknospen untersucht wurden) verhalten sich nicht ganz übereinstimmend.

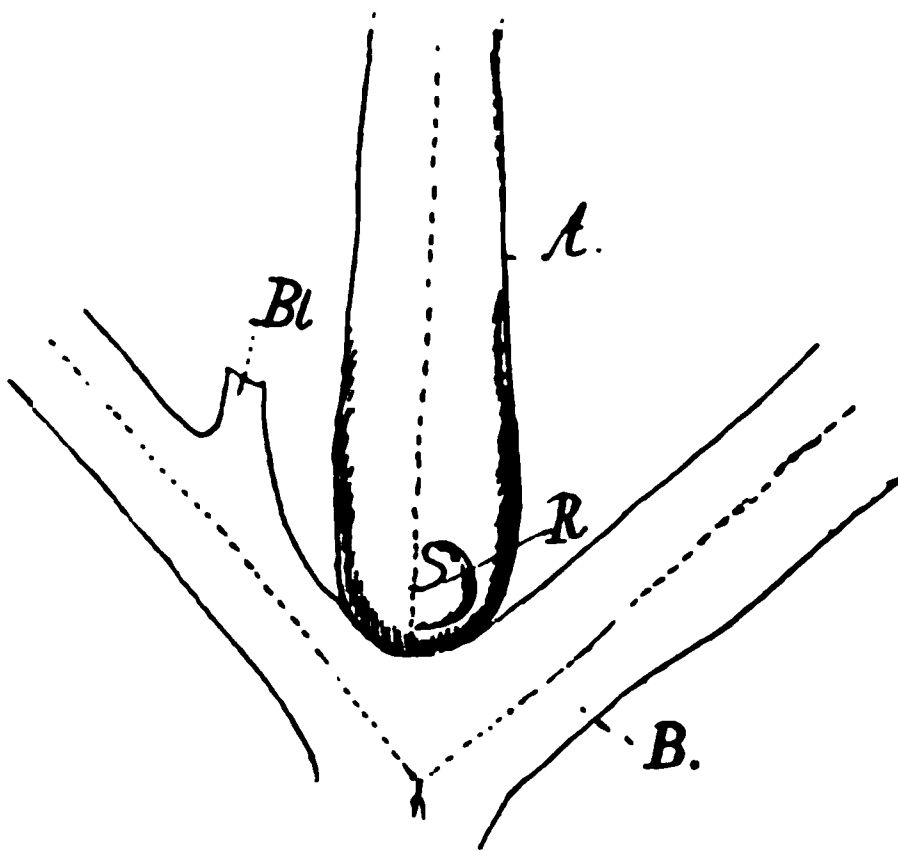


Fig. 3. *U. vulgaris*. Blattgabel mit Adventivspross *A* (*Bl* Blasenstiel). Stärker vergr. als Fig. 2.

Zunächst sei von *U. vulgaris* ausgegangen. Fig. 2 zeigt ein abgetrenntes Blatt einer kräftig vegetierenden Pflanze, die — wie festgestellt wurde — vorher keine blattbürtigen Sprosse besaß. Infolge der Abtrennung sind vier, mit *A*, *A*<sub>1</sub>, *A*<sub>2</sub>, *A*<sub>3</sub> bezeichnete, exogen entstandene Adventivsprosse aufgetreten. Drei von ihnen stehen in den „Gabeln“ zwischen einzelnen Blattabschnitten. Am meisten entwickelt

1) Goebel, I, pag. 237. Blattbürtige Adventivsprosse wurden dort als nicht selten auftretend bezeichnet.

ist  $A$ , die übrigen sind noch zurück. Die Entstehungsart dieser Sprosse stimmt mit Pringsheims Angaben überein, drei ( $A, A_2, A_3$ ) stehen in den Blattgabeln. Auffallend ist, wie jetzt schon bemerkt werden mag, daß, wenn wir das Blatt als Ganzes betrachten, eine Bevorzugung der Basis in keiner Weise hervortritt.

Fig. 4. I. *U. exoleta*. Blattstück mit zwei Adventivsprossen ( $A$ ) an der Basis zweier Blasen. II. *U. vulgaris*. Blattstück mit Adventivproß ( $A$ ) am Blasenstiel.

In Fig. 3 ist das untere Ende eines solchen gabelständigen Sprosses stärker vergrößert gezeichnet. Es zeigt sich, daß auf ihm eine Sprossanlage  $R$  sich befindet, sein Leitbündel steht scheinbar in keiner Verbindung mit dem des Blattes, an dem er entsprang, indes wurde eine solche Verbindung bei einer großen Zahl von Adventiv-

sprosse auch an den Schläuchen <sup>1)</sup> und zwar an der Basis ihres Stieles. So  $A_1$  Fig. 2, vgl. ferner Fig. 4 II. Diese Adventivsprosse an der Schlauchbasis können den Schlauch so zur Seite drängen, daß er wie ein seitliches Gebilde aussieht. Bei der Bildung der Adventivsprosse ist die Epidermis nicht ausschließlich beteiligt, indes ist es kaum von Interesse, auf die Zellteilungsfolgen hier einzugehen. Auch an abgetrennten, nicht ausgewachsenen Blättern wurde Adventivprofsbildung erzielt. Leider wurde nicht untersucht, ob Blätter verschiedenen Alters sich hinsichtlich der Regeneration, namentlich betreffs der Verteilung der Adventivsprosse, verschieden verhalten. Es soll dies später geschehen.

Die Blätter von *U. minor* und *exoleta* verhielten sich von denen von *U. vulgaris* insofern verschieden, als an ihnen nur an der Blasenbasis Adventivsprosse auftraten (Fig. 4). Diese stellten sich bei *U. minor* nach 10 Tagen, bei *U. exoleta* teilweise noch früher ein. Die Schläuche selbst gingen bei *U. minor* meist rasch zugrunde (auch bei *U. exoleta* sind sie empfindlicher als die übrigen Blatteile), und die Adventivsprosse standen dann an den Stummeln. In den Blattgabeln, welche bei *U. vulgaris* nach dem Obigen die bevorzugten Ursprungsstellen für die Adventivsprosse darstellen, traten sie bei den beiden genannten Arten nicht auf. Daß aber auch bei ihnen hier sozusagen Stellen zweiter Ordnung für die Adventivprossungsbildung vorhanden sind, ergab sich aus anderen Wahrnehmungen. Diese sollten zeigen, ob bei diesen Utricularien dann, wenn an den Blättern keine Schläuche vorhanden sind, die Adventivprofsbildung auf bestimmte Stellen beschränkt ist. Zur Entscheidung dieser Frage wurden einerseits abgetrennte blasenlose Stücke von *U. exoleta*, andererseits die Winterknospenblätter von *U. minor* benützt.

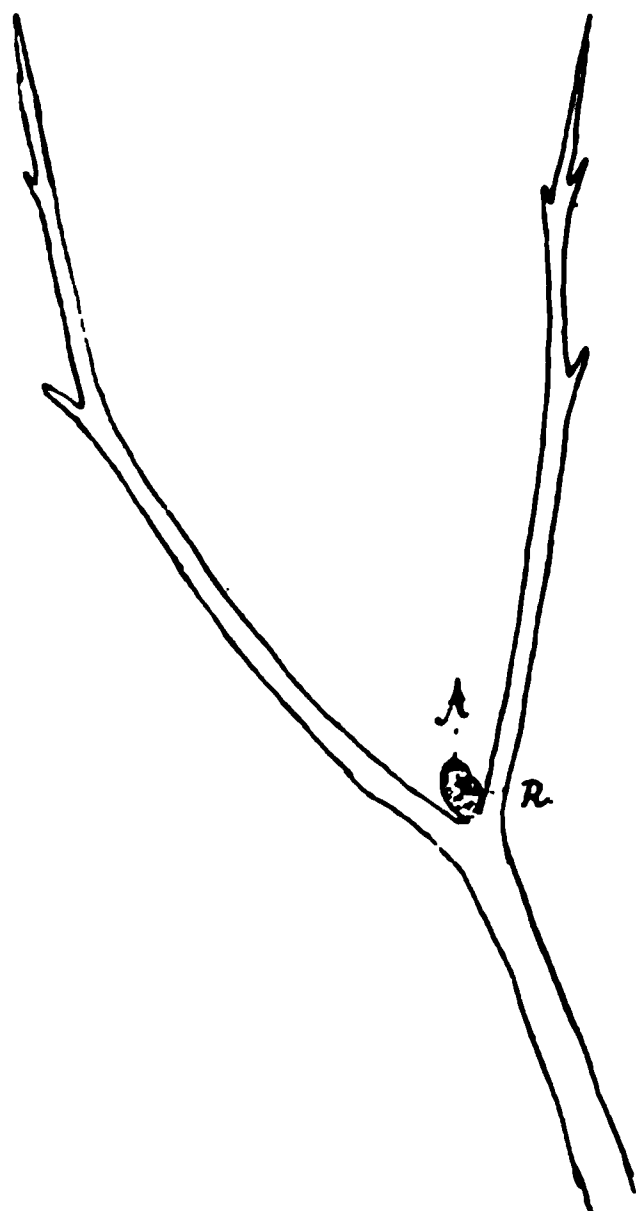


Fig. 5. *U. exoleta*. Abgeschnittene Blattgabel, die einen Adventivprofs  $A$  (mit Anlage einer „Ranke“  $R$ ) entwickelt hat.

1) Für andere Arten, z. B. *U. reticulata*, habe ich dies früher schon beschrieben. Vgl. Goebel, IV.

Kleine abgetrennte Blattstücke von *U. exoleta* gingen leicht zugrunde. Aber Fig. 5 zeigt eine isolierte Blattgabel, in der ein Adventivpross (*A*) sich gebildet hatte. (Er ist mit einem Seitenspross *R* versehen, was ihm eine gewisse Habitusähnlichkeit mit einer jungen Blase verleiht, die aber nur eine ganz oberflächliche ist.)



Fig. 6. *U. minor*. Winterblätter mit Adventivsprossen *A*; *Bl* rudimentärer Schlauch (Blatt) (vergr.).

Bei *U. minor* wurden die Winterblätter benutzt. Bekanntlich sind diese als Schutz- und Speicherorgane für die überwinternde Sprossspitze ausgebildet. Sie haben breitere und kürzere Teile als die Sommerblätter und

die Schlauchbildung unterbleibt mit Ausnahme einer einzigen frühzeitig stehenbleibenden Schlauchanlage; möglich, daß diese manchmal auch ganz fehlt.

Fig. 7. *U. minor*. Blatt einer Winterknospe. Außer den gabelständigen Adventivsprossen *A* und dem an der Basis der rudimentären Blase *Bl* entsprungenen *Abi* hat sich noch ein Achselspross entwickelt. *Sp* Stück der Sprossachse, an welcher das Blatt saß (vergr.).

Die Blätter der Winterknospe — sie seien kurz als Winterblätter bezeichnet — brauchen, wie es scheint, länger, ehe sie Knospen bilden, als die Sommerblätter. Doch habe ich darauf nicht eingehender geachtet; man müßte beide unter gleichen äußeren Verhältnissen kultivieren, um mit Sicherheit angeben zu können, ob wirklich das Verhalten ein zeitlich verschiedenes ist. Die Frage interessierte mich

vieren, um mit Sicherheit angeben zu können, ob wirklich das Verhalten ein zeitlich verschiedenes ist. Die Frage interessierte mich

gemacht. Vielmehr handelte es sich nur darum, ob und wo Adventivsprosse entstehen würden. Sie zeigten sich an den erwarteten Stellen. Nämlich einmal in den Blattgabeln und sodann an der Basis der Schlauchanlage (Fig. 6). Blätter, an denen ein Stückchen Sprossachse geblieben war (Fig. 7), wiesen auch an der Basis des Blattes einen Spross auf. Diese Fälle mögen aber hier ausscheiden, da sie wahrscheinlich auf Entwicklung eines „Achselsprosses“ zurückzuführen sind. Fig. 6 zeigt die Verteilung der Adventivsprosse. Es tritt nicht in jeder Blattgabel einer auf, aber doch in den meisten. Diese Blätter zeigen also gleichfalls die Blattgabeln als Entstehungsorte zweiter Ordnung; es ist bemerkenswert, daß an der Blase ein Adventivspross entsteht, obwohl sie gar nicht zur vollen Entwicklung gelangt, sondern verkümmert ist. Die an diesen Winterblättern entstandenen Sprosse zeigten zum Teil in ihren ersten Blättern insofern eine Annäherung an die Winterblattform, als diese mit breiten, flachen Zipfeln versehen und oft (nicht immer) ohne Schläuche waren (Fig. 6 rechts oben). Indes liegt eine konstante Beeinflussung der Blattgestaltung der Adventivsprosse durch die Beschaffenheit des Blattes, an welchem sie entstehen, hier offenbar nicht vor.

Bei *U. intermedia* konnten an isolierten Winterblättern zwar in einzelnen Gabeln Sprossanlagen beobachtet werden, aber diese trieben nicht aus, während eine Entwicklung von Axillarsprossen an den Winterknospen leicht zu erzielen war. Diese zeigten in ihren ersten Blättern insofern zum Teil (aber nicht immer) eine Annäherung an die Winterblattform, als sie wie diese Büschel von Stachelhaaren zeigten, die sich bei den weiter entwickelten Blättern verloren, um einzelnen Stachelhaaren Platz zu machen.

Zunächst geht also aus dem Mitgeteilten hervor, daß die Blätter der untersuchten Wasser-Utricularien sich insofern übereinstimmend verhalten, als sie Adventivsprosse alle leicht und meist in größerer Anzahl infolge der Abtrennung hervorbringen. Diese Sprosse treten in den Gabeln des Blattes oder am Blasenstiel auf. Letzterer Ort ist bei *U. minor* und *U. exoleta* der bevorzugte, aber die Sprossbildung in den Gabeln kann auch hier hervorgerufen werden durch Beseitigung der Blasen, eine Beseitigung, die bei den Winterblättern schon von der Pflanze selbst besorgt wird.

Isolierte Stücke der „Spross“achse von *U. exoleta* und anderen Wasser-Utricularien gingen stets ohne Adventivsprossbildung zugrunde.

Es fragt sich nun weiter, ob die Adventivsprossbildung auch bei Blättern, welche noch an der Pflanze festsitzen, hervorgerufen werden

kann. Da in einer früheren Mitteilung <sup>1)</sup> gezeigt werden konnte, daß an Begoniablättern, welche sonst — von Ausnahmefällen abgesehen — nur nach Abtrennung von der Pflanze Adventivsprosse erzeugen, diese auch an Blättern, die nicht von der Sprossachse getrennt werden, hervorgerufen werden kann, wenn man alle Sprossvegetationspunkte beseitigt, so lag es nahe, dieselbe Methode auch bei *Utricularia* anzuwenden.

Es wurden am 13. Oktober eine Anzahl von Sproßstücken von *U. exoleta* mit Blättern in Nährlösung gebracht. Die zu dieser Zeit sichtbaren Sprossvegetationspunkte wurden beseitigt. Es entwickelte sich aber zunächst, wie zu erwarten war, eine Anzahl weiterer Sprossvegetationspunkte, so daß schließlich wohl jedes Blatt einen Achsel sproß angelegt hatte, was sonst nicht der Fall ist. Alle diese Sprosse wurden beseitigt. Schon nach drei Wochen — also in bei weitem kürzerer Zeit als bei *Begonia* — trat das erwartete Resultat ein: es bildeten sich „Adventivsprosse“ auf den Blasen der Blätter, bei zwei Blättern in den Blattgabeln. Solche Adventivsprosse hatte ich an nicht abgetrennten Blättern von *U. exoleta* vorher nicht beobachtet; es ist aber wohl möglich, daß sie hier ebenso wie bei *U. vulgaris* vorkommen. Namentlich wird man an alten Blättern Aussicht haben, sie zu finden. Jedenfalls aber waren sie bei den untersuchten Sprossen vorher nicht vorhanden. Ich finde also für *Utricularia exoleta* die Anschauungen bestätigt, zu denen ich früher gelangt war, nämlich die, daß hier ebenso wie bei Farnprothallien, *Bryophyllum*, *Begonia* usw. Korrelationsverhältnisse das Auftreten (oder bei *Bryophyllum* die Entwicklung) der „Adventivsprosse“ bestimmen. So lange die normalen Sprossvegetationspunkte vorhanden und in kräftiger Tätigkeit sind, treten die blattbürtigen Adventivsprosse nicht auf oder entwickeln sich nicht, wohl aber tritt dies ein, wenn man die normalen Vegetationspunkte entfernt oder das Blatt abtrennt. Es wird unten ein ganz analoger Fall von *U. montana* mitzuteilen sein, und es soll später auf die Bedeutung dieser Tatsachen eingegangen werden.

Hier sei nur auf eines noch hingewiesen. Für *Bryophyllum* wurde gezeigt, daß die Unterbrechung der Leitungsbahnen genügt, um die Entwicklung der blattbürtigen Sproßanlagen hervorzurufen, Diesen Versuch an den Wasserblättern von *Utricularia* auszuführen, ist kaum möglich, weil die Blattzipfel zu dünn sind. Indes darf wohl angenommen werden, daß hier dasselbe Verhalten anzunehmen ist.

Ist dies der Fall, so können wir weiter schließen, daß das Ausschlaggebende die Unterbrechung des Siebteils der Leitbündel oder der Bündelscheide sein wird, denn der Gefäßteil ist bei den Wasser-Utricularien so wenig entwickelt, daß er kaum in Betracht kommen kann.

Daß auch andere Wasser-Utricularien mit denen der oben beschriebenen Arten übereinstimmende Regenerationerscheinungen zeigen werden, ist nicht zu bezweifeln. Für die nordamerikanische *U. inflata* habe ich früher<sup>1)</sup> schon angegeben, daß Adventivsprosse auf den intakten Blättern auftreten und zwar in den Gabeln; an den Blasen habe ich sie hier nie gesehen.

Bemerkenswert ist, daß die Adventivsprosse am festsitzenden Blatt hier schon auftreten können, ehe es ausgewachsen ist, also ehe die Zellen in den Dauerzustand übergegangen sind. Man findet an Blättern, deren Blasen noch nicht  $\frac{1}{4}$  ihrer späteren Größe erreicht haben, schon „Adventivsprosse“ mit stark eingerolltem Vegetationspunkt und mehreren Blattanlagen (vgl. z. B. die Abbildung Fig. 100 auf Taf. XIII a. a. O.). Ganz Ähnliches — Auftreten von „Adventivsprossen“ an noch nicht in den Dauerzustand übergegangenen Teilen — wird für *U. montana* zu berichten sein. Es sind dies Tatsachen, die aufs neue zeigen, daß die neuerdings auch von Winkler<sup>2)</sup> aufrecht erhaltene Trennung der Regeneration und der Bildung von Knospen aus meristematisch gebliebenen Blattzellen eine künstliche ist.<sup>3)</sup> Die Adventivsprosse stehen bei *U. inflata* deutlich auf eine Seite des Blattes verschoben. Daß sie früh schon auftreten, zeigt nicht nur die Entwicklungsgeschichte, sondern auch die Tatsache, daß in vielen Fällen sich ein von der Leitbündelgabelung unterhalb des Ursprungsortes des Adventivsprosses nach diesem hin abzweigender Leitbündelast besonders deutlich nachweisen ließe. Die Frage, ob das Vorkommen solcher blattbürtiger Sprosse bei *U. inflata* regelmäßig eintritt oder ob es von bestimmten, nicht stets vorhandenen Bedingungen abhängt, bedarf näherer Untersuchung; ich konnte sie nicht entscheiden, da mir nur Reste des früher benützten Alkoholmaterials vorlagen. Sollte die Untersuchung lebender Pflanzen ergeben, daß an ihnen „Adventivsprosse“ regelmäßig auftreten, so würden die Wasser-Utricularia-Arten ähnliche Verschiedenheiten wie die Begonia-Arten zeigen. Von ihnen wurde früher erwähnt, daß

1) Goebel, IV pag. 90 und 91.

2) In seiner unten zu zitierenden Toronia-Arbeit.

3) Vgl. Goebel, Flora 1903 pag. 132 ff.



*B. sinuata* u. a. spontan Adventivsprosse auf der Spreitenbasis bilden, während letztere bei Blättern von *Begonia Rex* u. a. nur nach der Abtrennung auftreten.

### 3. Land-Utricularien.

Sowohl *U. montana* als *U. longifolia*<sup>1)</sup> gehören zu den Arten mit kurzgestielten, langgestreckten, durch Spitzenwachstum ausgezeichneten Blättern. Das Spitzenwachstum tritt äußerlich auch dadurch hervor, daß die Spitze des noch nicht ausgewachsenen Blattes

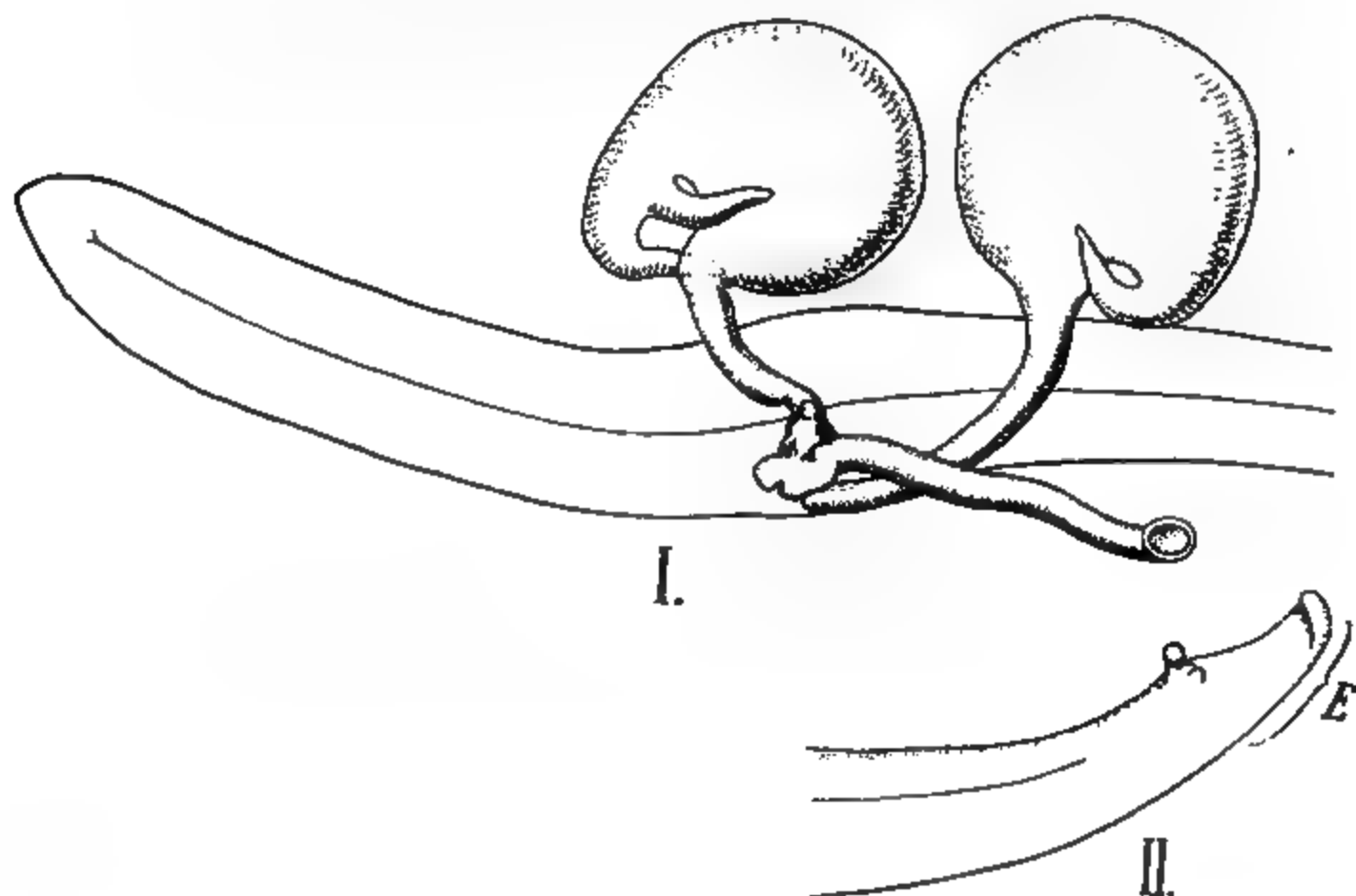


Fig. 8. *U. montana*. Blätter zweier Keimpflanzen, welche spontan einen Adventivspross auf der Blattmitte gebildet hatten. I. altes, II. junges Blatt, etwas schief von oben. *E* die weiterwachsende Blattspitze.

nach oben eingerollt ist. Daß spontan auf dem ersten Blatt der Keimpflanze von *U. montana* nicht selten ein Adventivspross und zwar nahe der Spitze auftritt, habe ich früher mitgeteilt;<sup>2)</sup> es wurden an diesem Primärblatt gelegentlich auch mitten auf der Blattfläche Sprosse

1) Lebendes Material von *U. longifolia* verdanke ich der Direktion des botanischen Gartens in Marburg, wo die Pflanze dank der Pflege durch einen so ausgezeichneten Kultivateur, wie Herr Garteninspektor Siber es ist, sich erhalten hat.

2) *Flora* 1889 pag. 40; *Pflanzenbiol. Schilderungen* II, 1891, pag. 147 mit

beobachtet<sup>1)</sup>, an älteren Blättern dagegen nicht. Es handelt sich bei den hier mitzuteilenden Untersuchungen um das Verhalten der Blätter älterer Pflanzen. Auch diese sind in hohem Grade regenerationsfähig. Beide Arten stimmen darin überein, daß die Adventivsprosse nicht wie sonst an der Basis, sondern an der Spitze entstehen. In Fig. 9 ist ein Blatt von *U. montana* dargestellt, welches vollständig ausgewachsen war. Es wurde auf feuchten, mit Nährstofflösung getränkten Torf gelegt und hatte nach kurzer Zeit an seiner Spitze einen Adventivpross entwickelt. Nicht selten treten auch mehrere auf; sie stehen dann alle auf der Oberseite des Blattes. So stellt z. B. Fig. 10 ein Blatt dar, dessen Spitze (durch Punktierung angedeutet) braun und abgestorben war.

Hinter ihr haben sich die Adventivsprosse entwickelt, in einem anderen Falle zählte ich deren 15. Adventivsprosse bildeten sich auch, wenn mit der Spitze noch eingerollte Blätter abgeschnitten und feucht gehalten wurden, also wie bei den oben erwähnten Keimpflanzen aus „embryonalen“, noch nicht in den Dauerszustand übergegangenen Zellen. — Es wurde versucht, die Entwicklung von Adventivsprossen auch an Blättern hervorzurufen, welche im

Fig. 9. *U. montana*. Abgetrenntes Blatt mit spitzenständigem Adventivpross (4fach vergr.).

1) Ann. du jardin bot. de Buitenzorg Vol. IX pag. 63. Ich finde bei Untersuchung meiner alten Präparate, daß diese Beobachtung nicht so zu deuten ist, als ob aus Dauergewebe am Primärblatt ein Adventivpross hervorgegangen wäre. Vielmehr entsteht er (Fig. 8) nahe der Blattspitze aus embryonalem Gewebe. Die Blattspitze wächst (E Fig. 8 II) aber weiter, und so findet man an älteren Blättern entfernt von der Blattspitze eine Sprossanlage (Fig. 8 I), welche dem Mittelnerv aufsitzt.

Zusammenhang mit der Pflanze blieben. Zu diesem Zweck wurde von einer jungen (aus einem Adventivspross entwickelten) Pflanze der Vegetationspunkt entfernt. Nach kurzer Zeit erschien ein Adventivspross auf der Spitze des Blattes, welches der Pflanze gelassen worden war, ein Verhalten, welches mit dem oben für *U. exoleta* geschilderten ganz übereinstimmt. Man könnte hier allerdings die Beweiskraft des Versuches anzweifeln, da er nur einmal ausgeführt wurde und bei Keimpflanzen (wie früher nachgewiesen) auch spontan an dem ersten Blatte sich Adventivsprosse bilden können. Mein Material erlaubte mir nicht, den Versuch öfter zu wiederholen, aber ich bin überzeugt,



Fig. 10. *U. montana*. Blattspitze mit Adventivsprossen. Die Spitze selbst war abgestorben (durch Punktierung angedeutet); die Adventivsprosse haben sich weiter hinten gebildet (vergr.).

dafs das Resultat sich auch bei öfterer Wiederholung gleich bleiben würde. Dagegen ist fraglich, ob sich auch bei älteren Blättern dasselbe ergeben würde. Die Tatsache, dafs die Primordialblätter leichter zur Regeneration neigen, ist ja oben hervorgehoben worden.

*U. longifolia* verhält sich ganz ähnlich. Sämtliche fünf zunächst ausgelegten Blätter bildeten nahe der Blattspitze Adventivsprosse (Fig. 11). Ausserdem kommt hier, ebenso wie bei *U. montana*, offenbar auch ein direktes Weiterwachsen der Spitze vor, was auch bei nicht abgeschnittenen Blättern eintreten kann. An einem Blatt wurde die Spitze, an der schon Adventivsprosse angelegt waren, entfernt;

ganze Reihe von Adventivsprossen (Fig. 12). Es ist hier also zunächst im obersten Teil des Blattes eine gewisse Polarisierung vorhanden, indem die Adventivsprosse am unverletzten Blatte zunächst der Spitze auftreten. Durch Abtragung der Spitze kann die Entstehung weiter nach hinten verlegt werden; nach unten zu nimmt die Regenerationsfähigkeit offenbar ab, denn Blätter von *U. montana* und *longifolia*, denen ein 1–2 cm langes Stück der Spitze genommen worden war, gingen zugrunde, ohne Adventivsprosse zu bilden, mit Ausnahme eines einzigen, welches nahe dem vorderen Rande, aber erst nach längerer Zeit, einige Adventivsprosse bildete (Fig. 13). Möglich also, daß das Unterbleiben der Regeneration bei den anderen

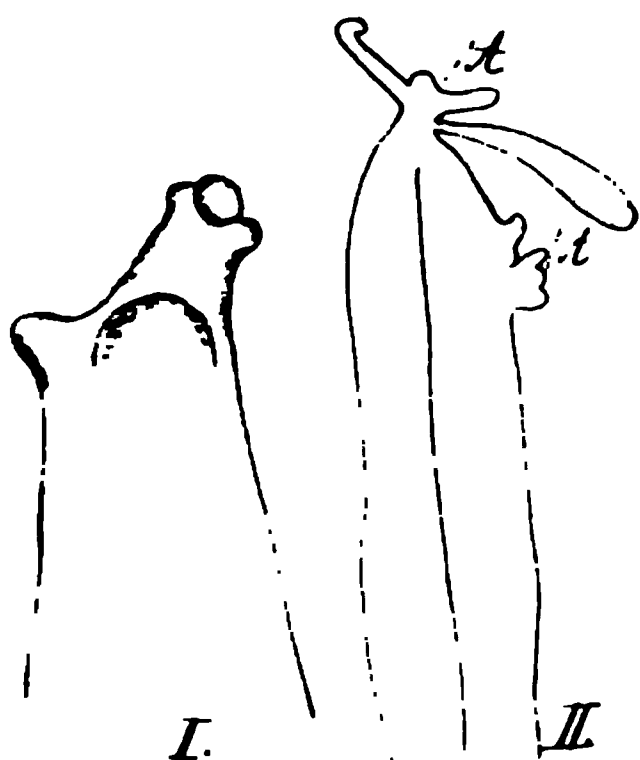


Fig. 11. *U. longifolia*. Spitzen zweier abgeschnittener Blätter, welche Adventivsprosse gebildet haben. Bei I scheint die Blattspitze direkt weiter gewachsen zu sein (vergr.)

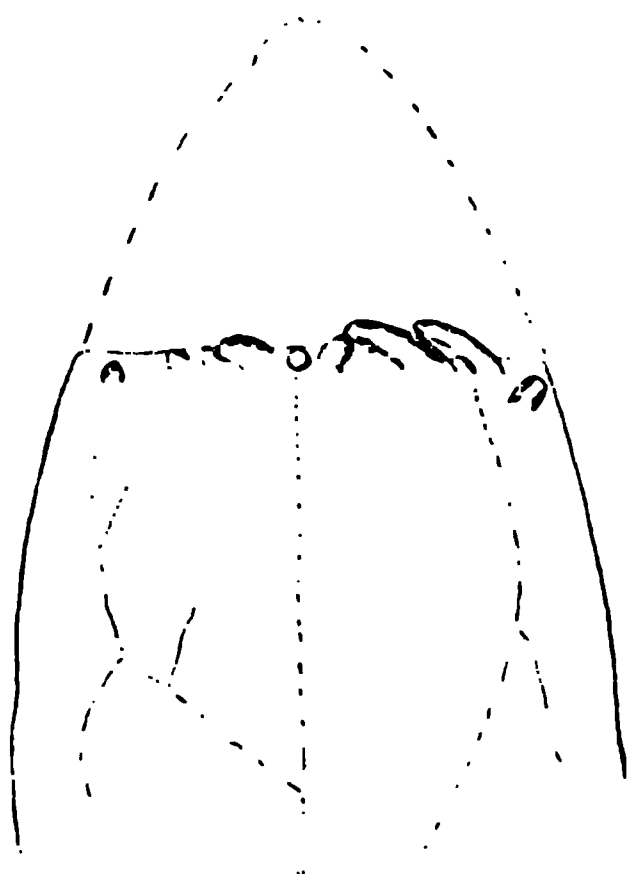


Fig. 12. *U. longifolia*. Blatt, dessen Spitze (etwa 1½ mm lang) abgetrennt war (durch Punktierung angedeutet). Hinter der Spitze hat sich eine Anzahl von Adventivsprossen gebildet. Einige (aber nicht alle) Blattnerven durch Punktierung angedeutet.

darauf beruhte, daß sie für tiefergreifende Verletzungen besonders empfindlich sind und nicht regenerieren, weil sie infolge der Verletzung absterben, was ja, wie oben hervorgehoben, auch bei anderen Regenerationsversuchen zu beachten ist. An dem Resultat, daß diese Blätter sich ganz anders verhalten als die anderer Pflanzen wird dadurch nichts geändert.

Vielmehr ergibt sich aus den angeführten Tatsachen, daß bei *U. montana* und *U. longifolia* bei der Regeneration nicht wie sonst die Basis, sondern die Spitze des Blattes bevorzugt ist, und daß dies namentlich bei *U. longifolia* auch an Stücken des Blattes hervor-

tritt. Nur einmal habe ich ein Blattstück von *U. longifolia* beobachtet, an dessen Basis die Adventivknospen auftraten. Das Stück war 1 cm lang und etwa 1 cm hinter der durch den Schnitt entfernten Blattspitze abgeschnitten. Worauf diese Ausnahme beruhte (die einzige unter etwa 10 Blättern resp. Blattstücken, welche mir zur Verfügung standen), vermag ich nicht zu sagen, doch sei hier daran erinnert, daß man auch sonst eine „Umkehrung der Polarität“ dann beobachtet hat, wenn die Regeneration an dem eigentlich dafür disponierten „Pole“ verhindert war.<sup>1)</sup> Diese Verhinderung braucht ja nicht immer eine mechanische zu sein. Man könnte sich z. B. denken, daß das apikale Ende dadurch, daß an der ursprünglichen Blattspitze schon Ad-



ventivsprosse aufgetreten waren, erschöpft war. Indes wird sich nur durch Untersuchung eines reichlicheren Materials, das eine entsprechende Variation der Versuche gestattet, darüber Aufklärung schaffen lassen. Jedenfalls kann der bis jetzt ganz vereinzelt stehende Fall zunächst eben nur als eine der Aufklärung bedürftige Ausnahme betrachtet werden.

Bei *U. montana* sowohl, als bei *U. longifolia* traten die Adventivsprosse oberhalb eines Blattnerven auf. Wenn also eine Beziehung zu den Blattnerven hier erkennbar ist, so braucht sie doch mit der Tatsache, daß diese als Leitungsbahnen dienen, nicht

Fig. 13. *U. longifolia*. Blatt mit Adventivsproß (A) an der apikalen Schnittfläche.  
(II nat. Gr., I 23fach vergr.)

direkt zusammenzuhängen. Es wäre möglich, daß die Beschaffenheit der Epidermiszellen (und der anschließenden Mesophyllzellen) oberhalb der Blattnerven ausschlaggebend ist. Erstere sind ja — wie schon das Unterbleiben der Ausbildung von Spaltöffnungen oberhalb der Blattnerven in vielen Fällen zeigt — hier weniger differenziert

1) Vgl. z. B.: Die Wurzeln von *Taraxacum*. Biol. Centralblatt Bd. XXII

als an anderen Stellen des Blattes. Andererseits spricht doch manches dafür, daß die Bevorzugung der Leitbündel mit deren Funktion als Leitungsbahnen in Beziehung steht.

An abgeschnittenen Blättern von *Poly-pompholyx* (es waren die Primärblätter von Keimlingen, welche aus fünf Jahre alten, in Australien gesammelten Samen sich noch in Menge entwickelten) konnte ich Regeneration nicht erzielen, obwohl sie lange frisch blieben. Von anderen Land-Utricularien seien hier noch einige früher gemachte Notizen angeführt. An den Primärblättern von *U. reniformis* wurde das spontane Auftreten von Adventivsprossen beobachtet<sup>1)</sup>; ihre Stellung entsprach der für *U. montana* und *longifolia* oben angeführten, d. h. sie befanden sich auf der Oberseite nahe der Spitze. An Blättern älterer Pflanzen traten spontan keine Adventivsprosse auf.

Die kleinen nierenförmigen Blätter von *U. reniformis* waren öfters<sup>2)</sup> ganz mit Adventivsprossen bedeckt. Eine Polarität war hier also, wenigstens im fertigen Zustande, nicht nachweisbar. Andere Utricularia-Arten bringen normal Sprossungen am Blatte hervor. Bei *U. „coerulea“* treten diese in akropetaler Reihenfolge auf, der Tatsache entsprechend, daß der Gipfel des Blattes lange embryonalen Charakter beibehält. Es bilden sich diese Sprossungen auf der Blattunterseite von *U. coerulea* teils als „Ausläufer“, teils als Blätter aus (Fig. 14), ich möchte diese aber nicht als „Adventivblätter“ bezeichnen, wie dies neuerdings Winkler<sup>3)</sup> tut, weil sie, wie



Fig. 14. Blatt von *U. coerulea* (schwach vergr.). Es haben sich in akropetaler Reihenfolge entwickelt: Zwei Blasen (*Bl.*), ein Ausläufer (*Al.*) und zu oberst eine noch nicht differenzierte, wahrscheinlichstehende bleibende Anlage.

1) V, pag. 143.

2) V, pag. 150.

3) Winkler, Regenerations-Sprossbildung auf den Blättern von *Torenia asiatica* L. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. XXI, 1903, pag. 102. Flora 1904.



auch das für alternde Osmundaprothallien früher Angeführte. Das Verhalten von *Utricularia* ist aber deshalb von besonderem Interesse, weil bei dieser untergetaucht lebenden Wasserpflanze ein Umstand wegfällt, den man bei Landpflanzen mehrfach als für die Entwicklung von Adventivbildungen besonders wichtig betrachtet hat, die Wasserzufuhr. Man kann bekanntlich an manchen Pflanzen die Entwicklung der Adventivsprosse oder Adventivwurzeln an der unverletzten Pflanze durch Wasserzufuhr oder Transpirationshemmung hervorrufen resp. beschleunigen (Biol. Centralbl. XXII pag. 393). Aber das ist keineswegs allgemein der Fall, sondern, soweit ich sehen kann, eine Eigentümlichkeit von Pflanzen, welche wenigstens zeitweilig feuchte Standorte bewohnen. Hier ist die Verbindung (wenn ich dies Bild gebrauchen darf) zwischen den „Adventiv“-Anlagen und den normalen eine lockere; es genügt, den ersteren bestimmte Wachstumsbedingungen zur Verfügung zu stellen, um sie zur Entfaltung zu bringen. Aber wenn Klebs<sup>1)</sup> neuerdings derartige Fälle in den Vordergrund gestellt hat, so ist dies, wie ich früher<sup>2)</sup> schon kurz betonte, doch eine einseitige Auffassung des Regenerationsproblems. Der Satz Klebs': „Wenn durch eine Verletzung oder eine Abtrennung Wurzeln oder Knospen sich entfalten oder direkt neugebildet werden, so geschieht es deshalb, weil durch die Abtrennung gerade diejenigen Bedingungen geschaffen werden, die an und für sich unter allen Umständen die betreffenden Bildungsprozesse herbeiführen müssen“, sagt, wie mir scheint, auf der einen Seite zu viel, auf der anderen zu wenig. Zu viel, weil er die für einige unter bestimmten äußeren Bedingungen lebenden Pflanzen geltenden Verhältnisse verallgemeinert, zu wenig, weil er nicht betont, daß die Bedingungen sind: einerseits die Aufhebung einer durch den Verband mit anderen Organen erfolgenden Hemmung, andererseits das Vorhandensein bestimmter äußerer Faktoren. Die letzteren sind bei einer *Utricularia exoleta*, die alle ihre Vegetationspunkte noch hat, dieselben wie bei einer, welcher die Vegetationspunkte genommen wurden. Die erstere hat keine blattbürtigen Adventivsprosse, die letztere bringt sie hervor. Geändert ist also nur die innere Konstellation, nicht die äußere. Es sind also für verschiedene Pflanzen (vielleicht auch für die verschiedenen Entwicklungsstadien einer und derselben Pflanze) verschiedene Bedingungen für die Entwicklung oder Neubildung von Organen maßgebend.

## 2. Die Utriculariablätter zeigen, daß die Regenerationsfähigkeit

1) Klebs, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.

2) Flora 92. Bd. pag. 499.













Darüber geben die Beobachtungen, daß abgeschnittene Blätter an ihrer Basis Wurzeln und oft auch Sprosse erzeugen, natürlich noch keine Auskunft; wir sehen ja bei *Pinguicula*, daß die Regenerationsfähigkeit auf die Basis beschränkt zu sein scheint.

## II

**Fig. 16.** *Torenia Fournieri*. Blätter mit Adventivsprossen, bei I an der Blattstielbasis, bei II (Blattstiel entfernt) zwei Adventivsprosse, A und B, auf der Blattspreite. (8fach vergr.)

Vergleichen wir damit das Verhalten anderer Blätter, so scheint mir, daß wir folgende Fälle unterscheiden können, zwischen denen gewiss zahlreiche Übergangsstufen sich finden lassen werden (vgl. auch Winkler a. a. O.):

Die bei der Regeneration erscheinenden Neubildungen treten normal an der Blattbasis auf, weil diese bevorzugt ist, können aber



dass sie bei Beg. Rex auch an festsitzenden Blättern hervorgerufen werden kann, wurde früher gezeigt.

Ähnliches zeigt das bekannte Verhalten der Blätter von *Cardamine pratensis*, nur dass hier die Adventivprofsbildung leichter (oft schon spontan) und höher hinauf an der Spreite eintritt. Auch hier ist der basale Teil, wo die Leitungsbahnen sich vereinigen, bevorzugt. Fig. 17 zeigt den oberen Teil eines Blattes der gefülltblühenden Form.

Fig. 17. *Cardamine pratensis* fl. pl. Oberer Teil eines Blattes, an welchem spontan Adventivprosse sich ausgebildet haben (Ende Oktober). Bei „ Adventivprofsanlagen.

Die Adventivprosse hatten sich im Herbst auf dem an der Pflanze befindlichen Blatt entwickelt. Schneidet man Blätter ab und hält sie feucht, so ist die Wurzelbildung gegenüber der Blattbildung viel mehr im Vorsprung als dies bei den im Freien entwickelten Adventivsprossen der Fall war. Es wurde nicht untersucht, ob dies einfach





die, bei welcher bestimmte Stellen der Blätter für Adventivsprossbildung nicht prädisponiert sind. Dahin gehöre die früher genannte *U. peltata* und die untersuchten Lebermoosblätter. *Drosera capensis*, welche von Winkler neuerdings untersucht wurde, zeigt eine Bevorzugung des Mittelnerven,<sup>1)</sup> bei der Bildung der Adventivsprosse aber keine Polarität; auch die von Winkler untersuchte *Torenia asiatica* würde hierher zu stellen sein. In allen diesen Fällen müssen erst weitere Untersuchungen lehren, ob sich für das örtliche Auftreten der Adventivbildungen bestimmte Beziehungen auffinden lassen. Denn daß hier eine viel größere Mannigfaltigkeit vorhanden ist als man früher annahm, dürften auch die oben mitgeteilten Tatsachen zeigen. Sollte sich bestätigen, daß solche Zellen, welche später in den Dauerzustand übergehen, leichter Regenerate erzeugen als andere, so würde das ja mit der Tatsache übereinstimmen, daß embryonales Gewebe durch besondere Regenerationsfähigkeit ausgezeichnet ist. Wo sich an der Schnittfläche ein Callus bildet, also das Gewebe wieder embryonal wird, kann schon diese Eigenschaft ihn zur baldigen Regeneration besonders befähigen. Auch sonst können zwischen den zur Regeneration befähigten Stellen Correlationen stattfinden, welche bedingen, daß die örtliche Verteilung der Regenerate nicht immer das Vorhandensein der zur Regeneration besonders befähigten Stellen erkennen läßt (vgl. das oben über das Auftreten von Adventivsprossen in den Blattgabeln und an der Blasenbasis bei Wasser-Utricularien Angeführte).

Es sollten diese Ausführungen lediglich Erwägungen wiedergeben, welche sich durch die Verfolgung der Regenerationserscheinungen bei den Utriculariablättern aufdrängten. Sie beabsichtigen in keiner Weise eine „Theorie“ für die bisher an Blättern beobachteten Regenerationserscheinungen zu geben, und es wurde deshalb auch auf früher erörterte Gesichtspunkte nicht eingegangen.

### Übersicht der Ergebnisse.

1. Die Blätter vieler Lentibularieen zeichnen sich aus durch ihre Fähigkeit, Adventivsprosse zu bilden. Diese treten bei *Pinguicula caudata* und *alpina* an der Basis auf, bei *Utricularia* in den untersuchten Fällen entweder diffus (*U. peltata*) oder an bestimmten dazu disponierten Stellen.

---

1) Ob die „beliebigen Punkte der Blattoberfläche“ nicht zu den Leitungsbahnen (den Seitennerven) in Beziehung stehen, wird nicht angegeben.









bringt den Saugheber ebenfalls unter der Überschrift: Anwendungen des Luftdrucks. Auch in ihm findet sich ebenso wie in den Lehrbüchern der Physik von Münch (17. Aufl. 1882, pag. 121) und Reis (7. Aufl. 1890, pag. 212) ausdrücklich die barometrische Höhe als Grenze des Hubes hingestellt. Münch begründet diese Ansicht mit den Worten: „Wäre  $h \geq 10,5\text{m}$ , so würde keine Bewegung von innen nach außen erfolgen, weil die Flüssigkeit nicht bis zum höchsten Punkte gehoben werden würde“. Reis sagt darüber: „Wäre die Höhe gleich  $10\text{m}$ , so wäre der Druck von innen Null, also das Fließen unmöglich“.

In Lommels Lehrbuch der Experimentalphysik (2. Aufl. 1895) heisst es pag. 128 (in wörtlicher Übereinstimmung mit seinem Lexikon der Physik und Meteorologie, 1882, pag. 147): „Der Heber ist eine gebogene Röhre, welche dazu dient, eine Flüssigkeit aus einem Gefässe mit Hilfe des Luftdrucks, der sie bis an den Gefässrand hebt, ausfliessen zu lassen“ und später: „Damit der Heber wirksam sei, darf sein höchster Punkt nicht höher über dem Flüssigkeitsspiegel liegen, als die Höhe der Flüssigkeitssäule beträgt, die dem Luftdruck das Gleichgewicht hält“<sup>1)</sup>.

Wohlgemerkt handelt es sich bei allen diesen Erörterungen um das Weiterfliessen des gefüllten Hebers, nicht etwa um seine erstmalige Füllung. Der Gedankengang jener Lehrbücher ist ursprünglich ganz richtig und zwar bekanntermassen der folgende: An der obersten Stelle des Hebers herrscht vom kürzeren Schenkel her der äussere Druck  $P = L - h$ <sup>2)</sup>, von dem längeren her der Druck  $p = L - H$ . Der Heber fliesst nun darum, weil  $P - p = (H - h) > 0$ . Der Fehler der zitierten Urteile der Lehrbücher liegt nun darin, dass sie die Grösse  $P' = H - h$ , nämlich das tatsächlich vorhandene Übergewicht des längeren Flüssigkeitsfadens nur als rechnerische Mafszahl für den Unterschied der beiderseitigen Luftdruckgrössen, nicht aber als physikalisch wirkliche und unabhängig vom Luftdruck existierende Kraft ansehen. Mit anderen Worten, sie schmuggeln gewissermassen in Gedanken die Grösse  $L$ , die sich infolge doppelten

1) Lommel führt als Beweis für die oben angegebene Bedeutung des Luftdrucks auch die Wirksamkeit einer selbsttätigen Waschflasche an. Dies Argument ist aber nicht zutreffend, denn die Regulierung dieser Flasche beruht ja gerade darauf, dass der Luftdruck beiderseits ungleich wird. Unter gewöhnlichen Umständen hebt sich dagegen der Luftdruck beiderseits auf (siehe die folgenden Zeilen des Textes).

2)  $L$ ,  $H$  und  $h$  bedeuten den Luftdruck bzw. die Höhen der Flüssigkeits-







Wie bereits oben (pag. 131) angedeutet, läßt sich aber unser Problem auch von einer anderen Seite betrachten, indem man die Eigenschaften der Flüssigkeiten heranzieht, die sie mehr den gasförmigen Stoffen nähern. Wir brauchen hierbei die kinetische Flüssigkeitstheorie nicht einmal in Anspruch zu nehmen und wollen uns lediglich auf die Grundeigenschaften der flüssigen Substanzen stützen, die Wüllner im Lehrbuch der Experimentalphysik 5. Aufl., 1895, Bd. I pag. 314 folgendermaßen kennzeichnet: „Aus der, soweit wir beurteilen können, vollkommen freien Beweglichkeit der Flüssigkeitsteilchen gegen einander ergibt sich zunächst, daß eine flüssige Masse nur dann im Gleichgewicht sein kann, wenn die auf irgend ein Teilchen wirkenden Kräfte sich das Gleichgewicht halten, wenn also die auf das Teilchen wirkenden Kräfte nach gerade entgegengesetzten Richtungen genau gleich sind und deshalb sich aufheben. Denn würde der Druck auf das Molekül nach der einen Richtung stärker als nach der gerade entgegengesetzten, so würde das Molekül, da es auch dem kleinsten Drucke folgt, sich nach der Richtung der größeren Kraft bewegen.“

Knüpfen wir nun unsere Auseinandersetzungen an die Fig. 1, welche ein aufrechtes, gleichschenkliges U-Rohr darstellt, das mit einer Flüssigkeit vollständig gefüllt ist und dessen offene Enden unten in je ein Gefäß mit derselben Flüssigkeit eintauchen. Die Flüssigkeitsspiegel seien in beiden Gefäßen zunächst gleich angenommen. Vom Luftdruck wird vollständig abgesehen, er kann Null sein oder viele Atmosphären betragen; das ist ganz gleichgiltig. Es ist kein Zweifel, daß der Binnendruck der Flüssigkeit von unten nach oben allmählich abnimmt und

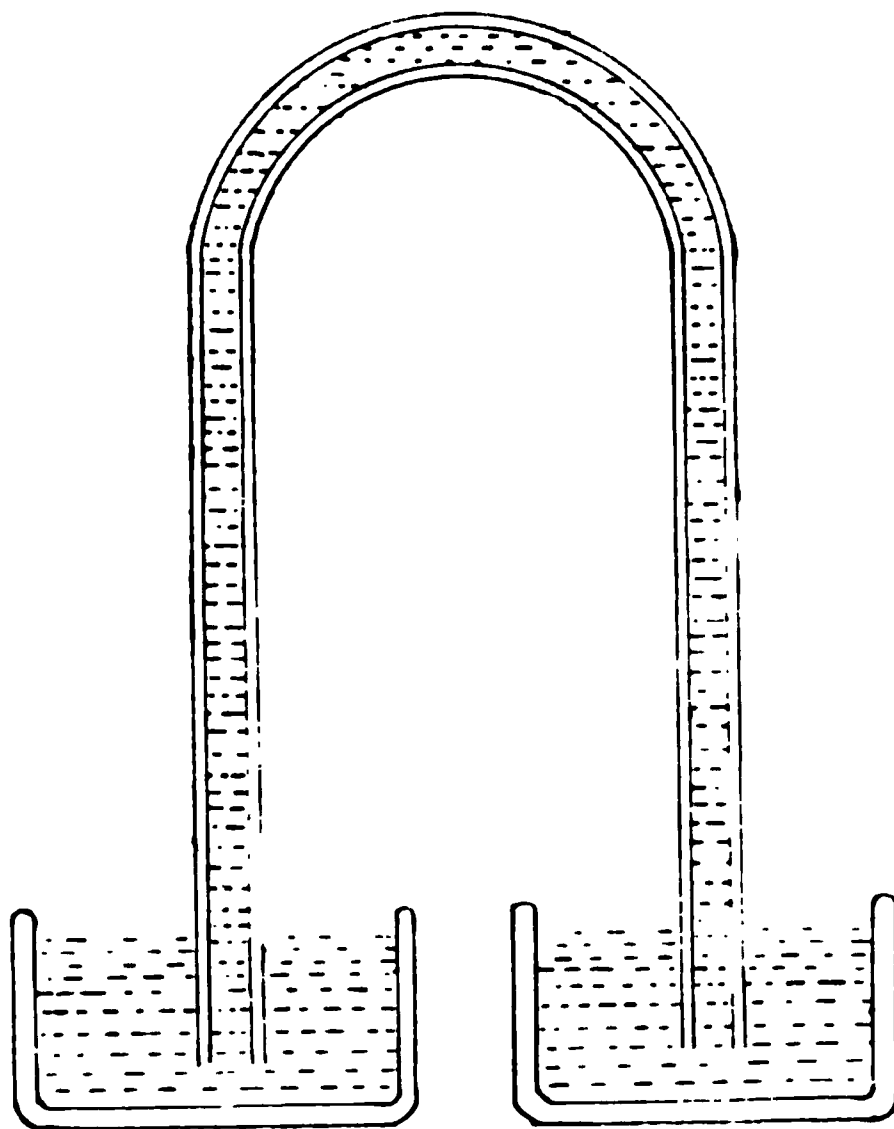


Fig. 1.

z. B. am Gipfel des U-Rohres um das Gewicht der ganzen Flüssigkeitssäule kleiner ist als an der Oberfläche der Flüssigkeit in den Gefäßen. Trotzdem kann keine Bewegung hinüber oder herüber zu-



fließen auch schon auf die Kohäsion bzw. Oberflächenspannung der Flüssigkeiten zurückgeführt. In seinem allbekannten wertvollen Werke: „Physikalische Demonstrationen“ heisst es nämlich (II. Aufl. 1887, pag. 174) unter der Überschrift: „Der Heber hört im Vakuum zu fließen auf“, wörtlich: „Zum Nachweis, daß der Heber im Vakuum aufhört zu fließen, eignet sich nur Quecksilber. Man hat zwar Apparate konstruiert, um einen Heber mit Wasser erst dann zu füllen, wenn das Pumpen schon ziemlich weit getrieben ist. Dieselben sind aber kompliziert, erfordern möglichst luftfreies Wasser und versagen doch noch leicht wegen der Kohäsion.“ Nachdem nun ein Quecksilberapparat beschrieben ist, fährt der Verf. hinsichtlich desselben fort: „Zuweilen fließt der Heber noch, wenn der Druck der Luft im Apparat bereits kleiner geworden ist, als der der Quecksilbersäule im inneren Schenkel des Hebers. In solchen Fällen bewirkt die Oberflächenspannung und Kohäsion des Quecksilbers das Zusammenhalten desselben im Heber. Mässige Erschütterung, Schlag mit der Hand auf den Tisch, auf dem die Luftpumpe befestigt ist, bewirkt dann meist das Zerreißen des Quecksilbers“.

Wie man aus diesem Texte ersieht, hat Weinhold seine Wahrnehmungen nicht zu einer prinzipiellen Klärung der Hebertheorie verallgemeinert. Auf eine briefliche Anfrage teilte er mir in der Tat mit, daß er mit jenen Sätzen nur auf einen beim Experimentieren beachtenswerten Umstand habe aufmerksam machen wollen. Ich schlug Herrn Prof. Weinhold nun vor, zum Zwecke eines bequemen allgemeinen Nachweises meiner Auffassung den von ihm als zu kompliziert bezeichneten Apparat eines dazu geeigneten Wasserhebers dahin abzuändern, daß man nicht den ganzen Apparat unter den Rezipienten stellte, sondern das Heberrohr mit zwei geschlossenen, wasserhaltenden Gefäßen verbinde und nur diese evakuierte. Als solche Gefäße sollten z. B. zwei zweihalsige (Wulff'sche) Flaschen verwendet werden, von denen je ein Tubus den Heber aufnehmen, während die anderen miteinander und mit der Luftpumpe (resp. mit vorher evakuierten grossen Behältern) verbunden werden sollten. Herr Oberregierungsrat Weinhold nahm sich der Sache nun mit lebhaftem Interesse an, fand das Unpraktische des vorgeschlagenen Apparates bald heraus, ersetzte die Flaschen einfach durch die Kugeln eines Wasserhammers, deren Verbindungsrohr zweckmässig gebogen den Heber darstellt, und konnte so auch die Luftpumpe entbehren. Nach Herrn Prof. Weinholds Bericht arbeitet dieser „Vakuumheber“ sowohl mit Wasser wie mit Quecksilber tadellos. So übersteigt z. B. das Quecksilber darin



Wesen des osmotischen Mechanismus erreicht worden wäre. Die Ansichten hierüber sind vielmehr auch heute noch nicht geklärt.

Die kinetische Ableitung der Gesetze des osmotischen Druckes (im ursprünglichen Sinne van't Hoff's) ist nach Ostwald<sup>1)</sup> „bisher auf unüberwindliche Schwierigkeiten gestossen“. „Es ist kaum je ein rein erfahrungsmässig definierbarer und nachweisbarer Begriff so vielfach mißverstanden worden wie der des osmotischen Druckes. Verfolgt man diese Mißverständnisse auf ihren Ursprung zurück, so findet man sie meist durch hypothetische Zutaten verursacht, durch die man diesen Begriff hat erklären oder rechtfertigen wollen“<sup>2)</sup>.

Einem interessanten Beispiel eines solchen Mißverständnisses begegnen wir in der Dissertation des Amerikaners Pupin<sup>3)</sup> aus dem Jahre 1889, der gegen die kinetische Hypothese das Bedenken geltend machte, daß bei der Übereinstimmung des Gasdruckes und des osmotischen Druckes „eine 49proz. Chlorkaliumlösung mit ihrem osmotischen Druck von 53 Atmosphären in dünnwandigen Gefäßen nicht aufbewahrt werden“ könne. Und in seiner Bemerkung zu dem Einwand des Herrn Pupin<sup>4)</sup> mußte selbst ein Forscher wie Bredig zugeben, daß ihn selbst Pupin's Bedenken anfänglich sehr frappiert habe. Ein solcher Angriff auf die kinetische Hypothese van't Hoff's war allerdings nur in ihren Jugendzeiten möglich; aber auch in den letzten Jahren sind die Versuche noch nicht unterblieben, sein Gesetz nach alter Weise aus der Anziehung des gelösten Stoffes abzuleiten<sup>5)</sup>. Bekanntermassen hat diese ältere Anschauungsweise mehrere Jahre hindurch an Lothar Meyer einen sehr eifrigen Verteidiger gefunden, wobei der Streit sich speziell dahin zuspitzte, ob der osmotische Druck von dem gelösten Körper oder von dem Lösungsmittel herrühre. Am Schlusse einer solchen Diskussion findet sich van't Hoff mit diesem Zwiespalt in folgenden Worten ab<sup>6)</sup>: „Wiederum haben wir die im Grunde zwecklose Frage: Was übt den osmotischen Druck aus? Wirklich, es werde betont, ich kümmere mich schliesslich nur um dessen Grösse; da er sich dem Gasdruck gleich gezeigt hat, so ist man geneigt, sich einen ähnlichen Mechanismus wie bei den Gasen beim Zustandekommen zu denken“.

1) Zeitschr. f. phys. Chemie 1897, XXII, pag. 366.

2) Ostwald, Grundriss der Chemie 1899, pag. 190.

3) Der osmotische Druck und seine Beziehung zur freien Energie. Berlin 1889.

4) Zeitschr. f. phys. Chemie 1889, IV, pag. 444.

5) Vgl. z. B. die Abhandlung von Barmwater, Zeitschr. f. phys. Chemie 1899, XXVIII, pag. 115, sowie auch Schreiber, ebenda pag. 79.

6) Zeitschr. f. phys. Chemie 1892, IX, pag. 485.

## 2. Stellung der Aufgabe.

Der Physiker, und namentlich der Botaniker, ist aber vielfach in ganz anderer Lage wie der Chemiker. Denken wir speziell an das Saftsteigeproblem, so können wassergesättigte Pflanzenzellen überhaupt keine wasserhebende Tätigkeit mehr leisten, mag ihr osmotischer Druck noch so hoch sein. Daher kommt es hierbei wie in anderen Fällen nicht so sehr darauf an, diejenige Zahl zu ermitteln, die der Chemiker gew. κατ' ἐξοχήν als osmotischen Druck bezeichnet, nämlich den maximalen Überdruck innerhalb einer gesättigten Zelle, als vielmehr die Bedingungen zu kennen, unter denen eine nicht gesättigte Zelle arbeitet und über die Kräfte unterrichtet zu sein, die bei dieser Arbeit ins Spiel kommen, d. h. Wasser in sie hineintreiben (oder event. auch aus ihr herausziehen). Um diesen Unterschied in den beiderseitigen Aufgaben zu kennzeichnen, habe ich absichtlich für dieses Kapitel nicht die Überschrift: Zur Theorie des osmotischen Druckes, sondern die Worte: Zur Theorie der osmotischen Saugung gewählt.

Ich möchte mich nämlich im folgenden auf diese allgemeinere Frage aus der Lehre der Osmose beschränken und Zahlenmäßiges nur nebenbei berühren. Unsere Frage lautet demnach: Welche Kraft treibt den Stoff, der als Lösungsmittel verwendet worden ist (in unserem Falle stets Wasser) aus der Umgebung einer ungesättigten osmotischen Zelle in diese hinein?

## 3. Die bisherigen Urteile über die Ursache der osmotischen Saugung.

Lüpke (Grundzüge der Elektrochemie, II. Aufl. 1896, pag. 73) nennt unser Problem eine noch wenig erörterte Frage. Einen eigenartigen Anlauf zur Beantwortung derselben habe ich in Nernsts Theoret. Chemie<sup>1)</sup> gefunden. Nachdem er nämlich die Einrichtung einer Pfeffer'schen mit Rohrzucker beschickten Zelle beschrieben hat, fährt er fort: „Durch die Niederschlagsmembran wurden die Zuckermoleküle am Austritt gehindert, nicht aber das Wasser am Passieren der Zellwand. Die Folge davon ist . . . Druckwirkung auf die halbdurchlässige Membran; da letztere aber nicht nachgeben kann, weil sie in die widerstandsfähige Tonzelle eingelagert ist, so wird nach dem Prinzip von Aktion und Reaktion umgekehrt ein Zug auf die Lösung ausgeübt werden, der sie von

der Membran hinwegzutreiben sucht. Diesem Zug kann Folge geleistet werden, indem die Lösung in dem Steigrohr unter gleichzeitigem Eindringen von Wasser emporsteigt und zwar wird die Steighöhe so groß werden, bis der hierdurch geweckte hydrostatische Gegendruck das weitere Eindringen von Wasser verhindert.“

Sehr plausibel erscheint diese Darstellung schwerlich, sie erinnert einigermaßen an den horror vacui. In van't Hoff's populärer Abhandlung: „Über die Theorie der Lösungen“<sup>1)</sup> findet sich ferner folgender Satz: „In bezug auf die vielumstrittene Frage, ob der osmotische Druck von Anziehung der gelösten Substanz auf das außerhalb der semipermeablen Wand befindliche Lösungsmittel oder aber vom Anstoßen und Zurückprallen der gelösten Teilchen herührt, läßt sich aussagen, daß der betreffende Beweis keine diesbezüglichen Voraussetzungen macht“. Ob aber van't Hoff hierin durch den zweifellos auffälligen und wohl beabsichtigt erscheinenden Zusatz der beiden von mir durch Sperrdruck hervorgehobenen Worte: „und Zurückprallen“ eine ähnliche Auffassung hat andeuten wollen, wie sie Nernst in den zitierten Worten kundgibt, ist mir nicht klar. Ursprünglich hat van't Hoff nämlich ein viel anschaulicheres Bild von dem osmotischen Vorgang gegeben, das er besonders auch bei der Diskussion mit Lothar Meyer<sup>2)</sup> ausgeführt hat und das von Pfeffer ebenfalls vorzugsweise empfohlen wird. Der Letztgenannte sagt hierüber nämlich<sup>3)</sup>: „Übrigens wird alles am übersichtlichsten und klarsten unter Annahme der Theorie, die van't Hoff unter Zugrundelegung meiner Untersuchungen entwickelte. . . . Wenn in einer semipermeablen Zelle Zuckermoleküle im Wasser herumfliegen, so wirken sie nach dem Mariotte'schen Gesetze und der Avogadro'schen Hypothese drückend, wie etwa Kohlensäure in einer gaserfüllten Zelle, die nicht Kohlensäure, wohl aber Wasserstoff (der hier an Stelle des Wassers tritt) diosmieren läßt, aber dieses Gas nicht verliert, weil die Zelle von Wasserstoff umgeben ist.“ Der Wasserstoff muß nämlich erfahrungsgemäß so lange eindringen, bis sein Partialdruck in der Zelle so groß geworden ist, wie die Spannung der äußeren Wasserstoffatmosphäre.

---

1) Sammlg. chem. und chem.-techn. Vorträge von Ahrens, Bd. V, Stuttgart 1900, pag. 4.

2) Zeitschr. f. phys. Chem. 1890, V, pag. 23 und 174.

3) Pflanzenphys., II. Aufl. 1897, I, pag. 126.





Hypothese, nämlich die kinetische, stütze, nicht mehr haltbar zu sein. Beim Heber ist ja in meinen Auseinandersetzungen die kinetische Hypothese nirgendwo notwendig gewesen. Es scheint mir daher nicht vermessen zu sein, sondern durchaus einer logischen Forderung zu entsprechen, wenn im folgenden versucht wird, trotz einer solchen Autorität wie Ostwald, die Frage von neuem in Wüllners Sinne hier zu erörtern. Ich hoffe wenigstens, daß eine Parallele zwischen der osmotischen Saugung einerseits und anderseits den Tatsachen, die uns von der Kapillarität, dem zweiten Askensy'schen Versuch, der elastischen Schwellung und dem Winkelheber her bekannt sind, zur Klärung des erstgenannten Problems beitragen werden.

#### 4. Erklärung der osmotischen Saugung aus Binnendrucksdifferenzen des Lösungsmittels innerhalb und außerhalb der Lösung.

Bereits in der Einleitung habe ich meiner Ansicht Ausdruck verliehen, daß den am Schlusse der vorigen Nummer genannten Bewegungserscheinungen eine gemeinsame Ursache zugrunde liege, die darin besteht, daß in jedem der angeführten Fälle innerhalb der Flüssigkeit ohne Mitwirkung des Luftdruckes zunächst ein lokaler Dehnungszustand erzeugt wird, dessen Ausgleich dann jene Bewegungen zur Folge hat. Dies soll zunächst näher erörtert werden.

a) Die kapillare Erhebung.  
Fig. 2a stelle ein Haarröhrchen vor, das soeben in Wasser gesenkt ist. In dem Moment, in dem das untere Rohrende in das Wasser taucht, bildet sich daselbst der konkave Meniskus. Dieser

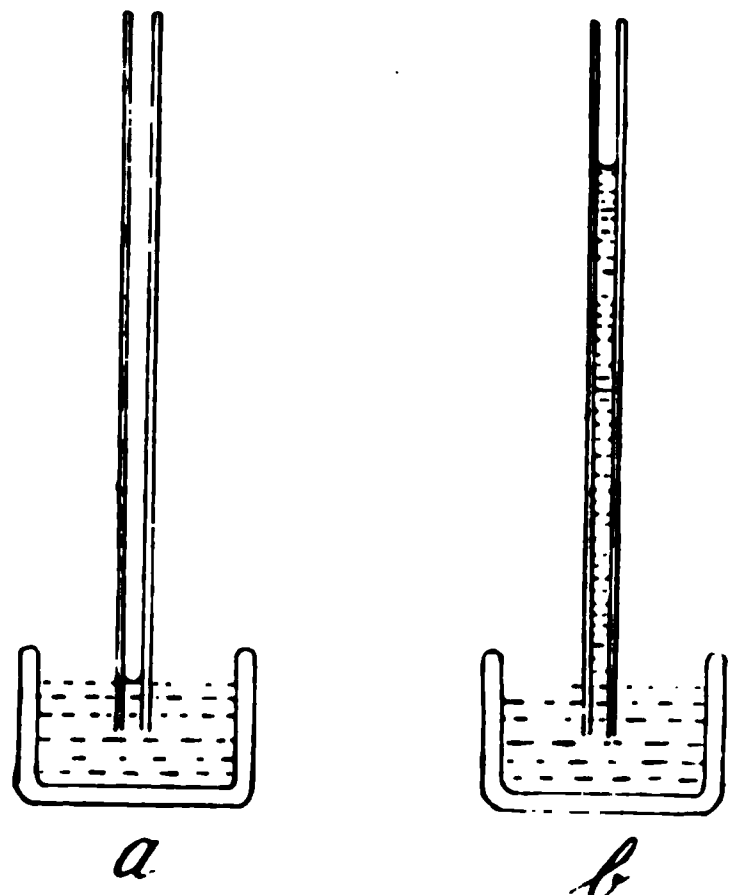


Fig. 2.

bleibt aber nur eine verschwindend kurze Zeit an derselben Stelle, weil mit seiner Entstehung eine Verminderung des Oberflächendrucks unterhalb des Meniskus unmittelbar verbunden ist. Es ist also der Überdruck des Außenwassers, der die Flüssigkeit in dem Haarröhrchen so schnell in die Höhe treibt, daß wir das Aufsteigen selbst meist kaum gewahren. Ist der Aufstieg vollendet, wie in Fig. 2b, so bleibt in dem ganzen gehobenen Flüssigkeitsfaden der Dehnungszustand nach oben zunehmend zwar bestehen, ein weiterer Ausgleich ist aber



als „Schrumpfen“ bezeichneter Vorgang). Die Zellen der Fig. 4a nehmen dabei etwa die Form von Fig. 4b an. In Fig. 4b haben die Zellen das Wasser noch nicht ganz, sondern nur zum Teil eingeblüht. Bringt man sie nun aber wieder mit Wasser zusammen, so dringt dieses oft außerordentlich schnell ein und führt die Zellen zur ursprünglichen Form (Fig. 4a) zurück. Ohne Zweifel ist dieses Phänomen dem Sachverhalt bei dem zweiten Askenasy'schen Versuche ganz analog. Der Dehnungszustand des Zellwassers wird diesmal jedoch nicht durch ein Quecksilbergewicht, sondern durch die Elastizität der Zellwand veranlaßt<sup>1)</sup>.

d) Die osmotische Saugung. Da wir für den Heber die uns gestellte Aufgabe schon erledigt haben, so können wir uns endlich unserem eigentlichen Problem zuwenden. Wodurch wird also in einer Lösung der Dehnungszustand des Lösungsmittels hervorgebracht? Knüpfen wir die Erörterung dieser Frage an Fig. 5.

In Fig 5a sei *ABCD* ein Gefäß mit halbdurchlässiger Niederschlagsmembran. Durch die Scheidewand *t—t* wird es in zwei ungleiche Räume geteilt. Der bei weitem kleinere enthält den zu lösenden Stoff *S*; die größere Abteilung ist mit dem Lösungsmittel *W* gefüllt. Denken wir uns die Scheidewand *t—t* beseitigt, so wird sich *S* in *W* verteilen. Das Lösungsmittel, das vorher auf den einen Raum beschränkt war, wird sich seinerseits, wenn wir uns zunächst die Annahme gestatten, daß bei der Mischung von *S* und *W* keine Volumenänderung eintritt, über den ganzen Raum *ABCD* ausbreiten. Es wird durch die Teilchen von *S* auseinander gedrängt und seine eigene Dichte wird demgemäß verringert. An Stelle des dehnenden Gewichtes beim Heber und beim zweiten Askenasy'schen Versuch, oder an Stelle der Oberflächenspannung bei der Kapillarität und des Zuges der adhärierenden Wandung bei der elastischen Entfaltung von Pflanzenzellen tritt also hier als Dehnungsursache die Keilwirkung der

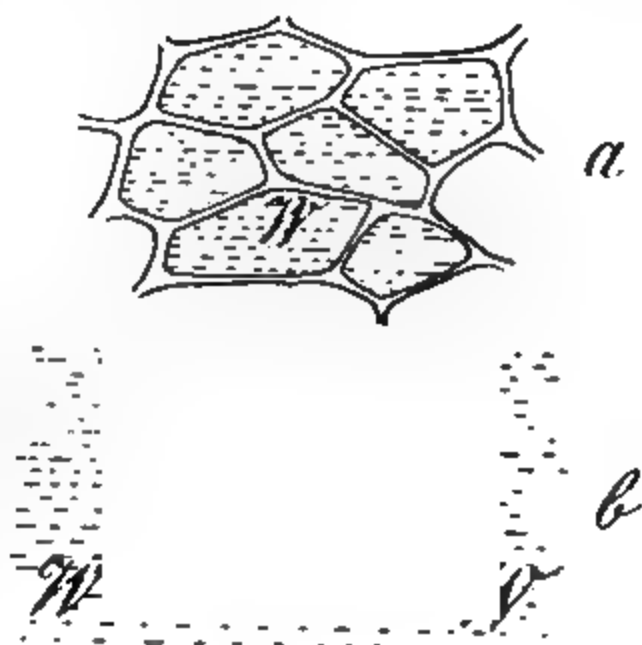


Fig. 4.

1) Vgl. das Referat in der phys. Zeitschr. II, 1901, pag. 493.

sich auflösenden Teilchen von  $S$  auf und setzt den Partiärdruck des Lösungsmittels dementsprechend herab. Kein Wunder also, wenn das das Gefäß umspülende Lösungsmittel  $W$  infolge seines Überdrucks bis zum Ausgleich desselben oder, was dasselbe sagt, bis zur Herstellung gleicher Dichte von  $W$  innen und außen, eindringt (s. Fig. 5 b).

Wie man sieht, ist diese Auffassung an die kinetische Hypothese durchaus nicht gebunden. Man wende auch nicht ein, daß die An-

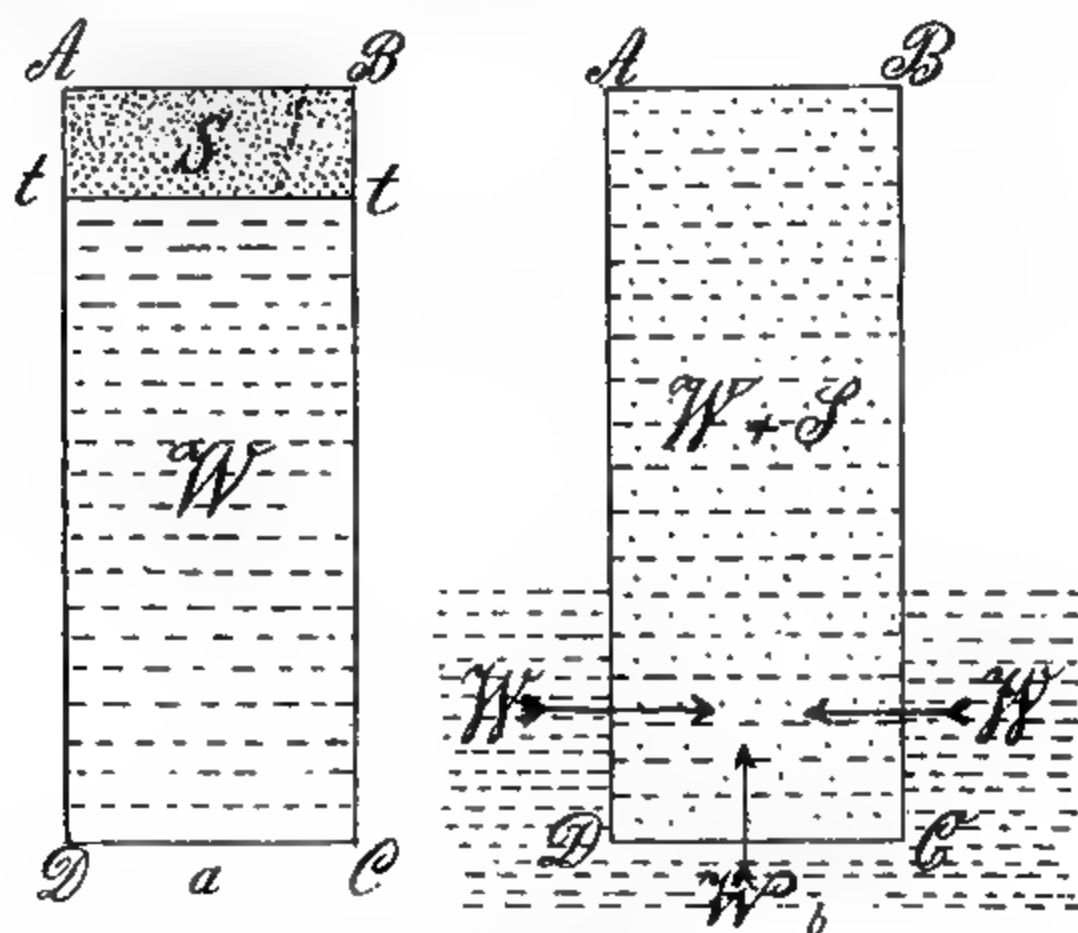


Fig. 5.

nahme, es finde beim Mischen keine Volumänderung statt, die Schlussfolgerungen beeinträchtige; der Dehnungszustand kann ja auch bei einer Volumkontraktion noch eintreten. Wir haben diesen idealen Fall nur supponiert, weil ja auch das van't Hoff'sche Gesetz nur für solche Idealfälle genau gilt.

## 5. Prüfung unserer Anschauung an van't Hoff's Gesetz.

Wenn wir nun von unseren grundlegenden allgemeinen Erörterungen über die osmotische Saugung zur Feststellung des Betrages des erreichbaren osmotischen Druckes übergehen, so wird sich zeigen, daß unsere Auffassung mit dem Gesetze van't Hoff's nicht im Widerspruche steht. Dieses gilt nämlich, wie die Gasgesetze genau genommen nur für sog. „vollkommene“ Gase, exakt nur für

nahme gleichbleibenden Volums beim Mischen mit der Voraussetzung verknüpfen, daß die Lösung sehr nahe denselben Oberflächen-(Normal)druck besitzt, wie das Lösungsmittel. Bezeichnen wir nun diesen bekanntlich sehr hoch anzunehmenden Oberflächendruck mit  $O$ , den äußeren Druck (ausgeübt durch die Luft, die Dampfspannung etc.) mit  $A$ , den gewöhnlichen Binnendruck des Lösungsmittels mit  $P_w$ , den Partialdruck desselben in der Lösung mit  $p_w$  und endlich den Partialdruck des gelösten Stoffes mit  $p_s$ , so gelten die Gleichungen:

$$\begin{aligned} P_w &= O + A \\ p_s + p_w &= O + A, \text{ also} \\ p_s + p_w &= P_w, \text{ folglich} \\ p_w &= P_w - p_s; \end{aligned}$$

d. h. in einer solchen Lösung ist der Binnendruck des Lösungsmittels in der Lösung um den Partialdruck des gelösten Stoffes unter den gewöhnlichen Binnendruck des Lösungsmittels draussen herabgesetzt. Wird er also durch die Osmose wieder auf seinen ursprünglichen Betrag gesteigert, so erreicht bei gleichbleibendem Volum der Lösung der Gesamtdruck den Wert  $P_w + p_s$ , der Überdruck also genau dieselbe GröÙe wie  $p_s$ : der osmotische Druck ist demnach gleich dem Druck der gelösten Moleküle. Wenn man nun ebenfalls die Pfefferschen Resultate heranzieht, so ergibt sich, ohne daß die kinetische Hypothese benutzt ist, der van't Hoff'sche Satz, daß die gelösten Stoffe dem Gasgesetz folgen. (Außerdem berührt diese Ableitung mehrere Ursachen, die zur Folge haben, daß das Gesetz van't Hoff's vielfach nur annähernd gilt).

Ein Beispiel diene zur Erläuterung. Für eine 1 proz. Rohrzuckerlösung hat sich das van't Hoff'sche Gesetz nach Pfeffers Ergebnissen hinreichend zutreffend erwiesen. Pfeffer konnte mit derselben einen osmotischen Druck von 0,65 Atmosphären (bezogen auf 0°) erzielen. Um diesen Betrag ist also der Partiärdruck des Wassers in einem Tropfen solcher Zuckerlösung unter den gewöhnlichen Binnendruck des reinen Wassers herabgesetzt. Mit anderen Worten, das Wasser dieses Tropfens verhält sich so, als ob es durch eine äußere Kraft von 0,65 Atmosphären negativ gespannt wäre; es ist so stark gedehnt, als ob z. B. der Atmosphärendruck darauf auf ca. ein Drittel des gewöhnlichen Luftdrucks, nämlich auf etwa 25 cm Quecksilber gesunken wäre, indes die Zuckerteilchen mit den übrigen zwei Dritteln des Luftdrucks nach aussen wirken.<sup>1)</sup> In einem Tropfen

1) Hieraus lieÙe sich annähernd berechnen, welche Wassermenge beispielsweise in eine osmotische Zelle, in der 1 g Zucker in 100 g Wasser gelöst sind, ein-

einer 3proz. Zuckerlösung beläuft sich die negative Spannung des Wassers im Tropfen schon auf ca. 2 Atmosphären, was auf den ersten Blick befremdlich erscheint, aber verständlich wird, wenn man den überaus hohen Betrag des Binnendrucks im reinen Wasser erwägt, der 10 000 Atmosphären übersteigen soll<sup>1)</sup>.

#### 6. Bedingungen zum Zustandekommen der Osmose.

Werfen wir nun an der Hand der vorher entwickelten Anschauungen kurz die alte Streitfrage zwischen Lothar Meyer und van't Hoff nochmals auf: Wodurch wird der osmotische Überdruck bewirkt, durch den gelösten Stoff oder durch das Lösungsmittel? Nach meiner Meinung muß die Antwort lauten: Beiderlei Stoffe sind bei der Osmose aktiv beteiligt. Der Mechanismus scheint sich mir am leichtesten klarstellen zu lassen, wenn man wieder den Betrieb einer Saugpumpe zum Vergleich wählt. Diese Pumpe arbeitet mit Luftdruck-, die osmotische Zelle mit Binnendruckdifferenzen. Wie der Kolbenhub im Pumpentiefel eine Luftverdünnung, so bringt der zwischen den Teilchen des Lösungsmittels verteilte fremde Stoff eine Dichtigkeitsabnahme dieses Mittels hervor. Weiter geht aber die direkte Wirkung beider äußerer Einwirkungen (des Kolbenhubs und der gelösten Substanz) nicht. Die Pumpe kann nicht arbeiten ohne die Spannung der Atmosphäre, die osmotische Zelle nicht ohne den inneren Überdruck des außen befindlichen Lösungsmittels. Diese Überdrucke stellen beidemale die *vis a tergo* dar, die die Flüssigkeit nach den Orten geringerer Spannung treibt. Ebenso wenig wie es üblich ist, zu sagen, der Kolbenhub stelle bei der Pumpe die treibende

treten muß, um den maximalen Überdruck bei gleichbleibendem Volum derselben hervorzubringen. Der Kompressionskoeffizient des Wassers beträgt 50 Millionstel, d. h. durch eine Druckänderung von 1 Atmosphäre wird eine entsprechende Volumänderung von  $50 \cdot 10^{-6}$  Volumteilen hervorgebracht. Durch eine Druckverminderung von 0,65 Atmosphären wird das Wasser also um  $50 \cdot 10^{-6} \cdot 0,65$  Volumteilen gedehnt. Für unsere Zuckerlösung, deren Volum 100,6 ccm mißt, betrüge die Volumzunahme also  $100,6 \cdot 50 \cdot 10^{-6} \cdot 0,65 \text{ ccm} = 0,003 \text{ ccm}$ . So viel vermöchte unsere Zelle also bis zur Sättigung an Wasser aufzunehmen. Hätten wir es dagegen mit idealen Gasen zu tun, so müßten von dem durchlässigen Gase 0,6 cm eindringen. Dies macht den großen Unterschied zwischen Gasen und Flüssigkeiten hinsichtlich der Volumverhältnisse anschaulich.

1) S. van der Waals, *Kontin. d. gasf. u. flüss. Zust.*, II. Aufl. 1899, pag. 114 u. 175. Auch die Rechnung nach Stefans Methode (vgl. Ostwald, *Grundr. d. allg. Chemie* 1899, pag. 146) ergibt das oben angeführte Resultat, während Tumlirz (*Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss.* CX. Abt. IIa, Mai 1901 pag. 517)

Kraft dar, ebensowenig dürfte man meines Erachtens den gelösten Stoff vorzugsweise als das Agens ansprechen, das die Osmose eigentlich verursacht. Im Gegenteil, wenn man die Saugpumpe als Luftdruckapparat charakterisiert, müßte man konsequenterweise eine osmotische Zelle mit wässriger Lösung als einen Wasserspannungsmechanismus charakterisieren.

Dies tritt besonders klar hervor, wenn man der osmotischen Zelle statt „gewöhnlichen“ Wassers gedehntes Wasser zum Aufsaugen darreicht. — Eine Anordnung, die dieser Forderung entspricht, findet sich schon in Ostwalds Grundriss der Chemie, III. Aufl. 1899, pag. 205 abgebildet. Es ist die Fig. 28 daselbst, die Ostwald zur Ableitung des Zusammenhanges zwischen dem osmotischen Druck und der Dampfspannung einer Lösung benutzt hat. Es sei mir gestattet, dieselbe mit Weglassung einiger für uns unwesentlicher Teile zu reproduzieren.

In dem aufrechten Glasrohr denkt sich Ostwald bei  $L$  über der halbdurchlässigen (punktiert gezeichneten) Wand ein kleines Quantum einer beliebigen Lösung eingefüllt und zwar in einer solchen Höhe der im übrigen mit dem Lösungsmittel ganz gefüllten Röhre, daß die Länge dieser Säule der osmotisch erreichbaren Steighöhe entspricht. Wäre die Lösung bei  $L$  etwa 1 proz. Zuckerlösung mit einem osmotischen Druck von 0,65 Atmosphären, so müßte also die Länge der Wassersäule  $0,65 \cdot 10,5 \text{ m} = \text{rund } 7 \text{ m}$  sein. Ostwald will durch diese Einrichtung erzielen, daß die Lösung aus der Wassersäule keine Substanz mehr an sich reißen kann. In der Tat kann hier keine Wasserbewegung mehr eintreten, weil sowohl der Partialdruck des Wassers in der Lösung, als der Binnendruck des Wassers unterhalb der Scheidewand 0,65 Atmosphären weniger beträgt als sonst (der erstere durch die Einwirkung der Zuckerteilchen, der letztere durch das Gewicht der gesamten Wassersäule), also beiderseits der Scheidewand gleiche Wasserspannung vorhanden ist. Würde man die Wassersäule länger gewählt haben, so würde sie der Lösung sogar Wasser entziehen. Eine andere Einrichtung ähnlicher Art wäre die folgende.

In dem Winkelheber der Fig. 7 sei inmitten seines Buges eine senkrechte halbdurchlässige Scheidewand angebracht und der linke kürzere Schenkel etwa wieder mit der Zuckerlösung von 1 ‰, der längere mit reinem Wasser gefüllt. Enthielte der Heber nur reines

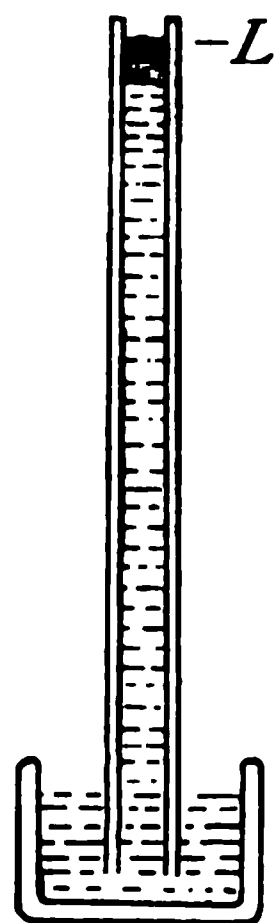


Fig. 6.



Wasser, so wäre links von der Scheidewand ein Überdruck vorhanden, gemessen durch die Differenz  $H-h$  der Schenkellängen (diese etwa in Metern ausgedrückt). Dieser treibt die Flüssigkeit nach rechts.

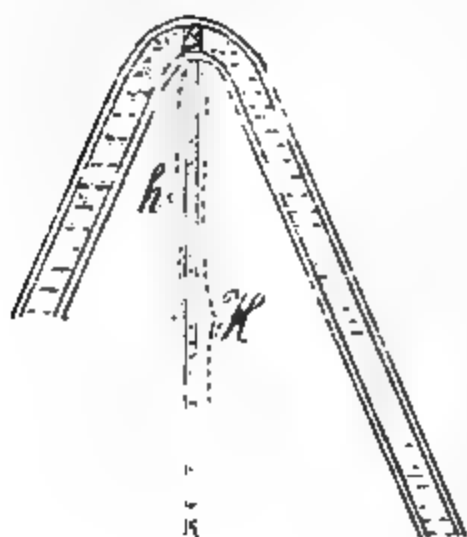


Fig. 7.

Da aber der linke Schenkel die Zuckermischung enthält, so ist dieser Überdruck (wenn wir diesen Schenkel kurz annehmen und den Unterschied im spez. Gewicht des Wassers und der Lösung vernachlässigen) um 0,65 Atmosphären, d. h. um den Zug einer Wassersäule von ca. 7 m herabgesetzt. Es hängt also nur davon ab, ob  $H-h \geq 7$ , in welcher Richtung sich das Wasser durch die Scheidewand bewegen wird. Das Wandern der Wasserteilchen wird unterbleiben, wenn  $H-h = 7$ .

#### IV. Bemerkungen zum Saftsteigeproblem.

Die vorstehende Untersuchung ist hervorgegangen aus dem Wunsche, über verschiedene Fragen, die sich auf das Saftsteigen beziehen, ins Klare zu kommen. Hierher gehören die nach der osmotischen Leistungsfähigkeit der Blattzellen in ihrer Wirkung auf das Wasser der Leitungsbahnen, nach der Möglichkeit der Existenz ununterbrochener Wasserfäden oder -netze von der Wurzel bis zu den Blättern und nach der event. Nachweisbarkeit eines solchen Zusammenhangs, sowie nach der Wahrscheinlichkeit eines Eingriffs der äußeren Luft in den Betrieb des Saftsteigens. Vielleicht werden durch die vorausgegangenen Mitteilungen noch Andere zur Diskussion unseres Problems angeregt. Ich bin zu einem sicheren Resultate hinsichtlich einer der heute von verschiedenen Forschern vertretenen Theorien nicht gekommen, hinsichtlich der Kohäsionstheorie allerdings auf erhebliche Bedenken gestossen.

Wie in der Einleitung berichtet, hat den Anstoß zu dieser Untersuchung die neueste Publikation von H. Dixon unter dem Titel „A Transpiration Model“ gegeben. Es ist zunächst bemerkenswert, daß Dixon, einer der Mitbegründer der Kohäsionstheorie des Saftsteigens, den lebenden Blattzellen beim Zustandekommen des Transpirationsstromes eine erhebliche Rolle zuteilt. Er billigt demnach den Standpunkt Nolls nicht, der der Meinung ist, daß

bei dem Transpirationstrom wohl endgiltig ausschließen<sup>1)</sup>. Dixon sagt vielmehr in einer „Note of the rôle of osmosis in transpiration“ vom Jahre 1896<sup>2)</sup>: „From various considerations we think it most probable, that under normal conditions the force which establishes the tension in the sap in the water-conduits is to be referred to the osmotic properties of the cells of the leaf“. Und er begründet diese Auffassung damit, daß „in transpiration-experiments in which colouring materials or other substances poisonous or non poisonous are supplied in watery solution to the cut surface of a transpiring branch, it is found that the rate of transpiration continues without much diminution till the solution can be detected in the leaves, but then suddenly falls off“. Auf pag. 770 wird noch ein anderer Grund angeführt: „The fact, that the leaves of the highest trees remain turgescient during the time of transpiration may . . . be used as an argument in support of the view, that it is the osmotic properties of the cells of the leaf which directly put the water in the tracheal system in tension“ und einige Zeilen später: „As we know the leaves do not normally become flaccid during transpiration we may conclude that during normal transpiration the tractional force is exerted by the osmotic properties of the turgescient cells in the leaf“<sup>3)</sup>. In konsequenter Verfolgung dieser Meinung hat Dixon 1897<sup>4)</sup> zunächst die Höhe des osmotischen Drucks in Blattzellen verschiedener Gewächse zu ermitteln gesucht (wobei er ein Maximum von 16 Atmosphären fand), und in der bereits mehrfach zitierten Mitteilung von 1903 die Frage diskutiert, wie es möglich sei, daß stark turgesciente Zellen aus den Leitungsbahnen fortwährend Wasser aufsaugen könnten. Er kommt dabei<sup>5)</sup> zu folgendem Schlusse: „A state of tension may exist in the water (solvent) of leaf-cells, while simultaneously the dissolved substances may be exerting an osmotic pressure. This latter is apparent from the fact that these cells remain in a turgid state. 2. The tension set up by evaporation at the surface of the leaf-cells during transpiration is transmitted through the

1) Bonner Lehrbuch der Botanik, V. Aufl. 1902, pag. 156.

2) Proceed. of the Royal Dublin Society, 1896, III, Nr. 5, pag. 767.

3) Auch Askenasy war der Meinung, daß die lebenden Zellen durch ihre Osmose die Vermittlung zwischen den verdunstenden Oberflächen des Blattes und dem Wasser der Leitungsbahnen übernehmen (s. Abhandl. von 1896. Ber. d. Heidelb. Vereins, pag. 1 des Sonderdrucks.

4) On the osmotic pressure in the cells of leaves; Proceed. of the Dublin Society 1897, IV, Nr. 1, pag. 61.

5) l. c. pag. 121.

solvent in these cells to the water in the conducting vessels and tracheids of the leaf".

Dabei ist zu bemerken, daß Dixon, wie aus seiner ersten diesjährigen Mitteilung: „The cohesion theory of the ascent of sap“<sup>1)</sup> hervorgeht, an seiner Kohäsionstheorie und der Ansicht, daß in den Bäumen ununterbrochene Wasserfäden von unten bis oben ziehen, festhält. Da nun Noll (l. c.) gelegentlich seiner Erörterung der Transpirationserscheinungen erwähnt, daß Eucalyptusbäume 150 m erreichen, so stellte ich mir folgende Aufgabe: Denken wir uns einen solchen Stamm von kontinuierlichen Wasserfäden der ganzen Länge nach durchzogen und schreiben den lebenden Zellen der obersten Blätter einen osmotischen Druck von 15 Atmosphären zu. Können unter solchen Umständen die wasserverdunstenden Blätter turgescent bleiben und eine ausgiebige Wasserzufuhr bewirken?

Ein aufmerksamer Leser wird sofort entdecken, daß diese Frage nur ein Spezialfall des am Schlusse des vorigen Abschnitts behandelten Themas ist, zu dessen Diskussion wir nach Ostwald die Fig. 6 herangezogen haben. Nach den dortigen Erörterungen müßte am oberen Ende der Leitungsbahnen des Eucalyptus in ihrem Wasser eine negative Spannung von ca.  $-15$  Atmosphären vorhanden sein<sup>2)</sup>. Wenn die benachbarten Zellen aber auch nur schwach turgescent wären, so müßte sich in ihnen die Wasserspannung schon über den Betrag von  $-15$  Atmosphären, also etwa auf  $-14\frac{3}{4}$  oder  $14\frac{1}{2}$  erhoben haben. In diesem Falle würde somit ihnen der höhere Wasserdruck zukommen, und anstatt Wasser aufwärts zu ziehen, müßten sie es umgekehrt an die Leitungsbahnen abgeben. Nur im Zustande der Erschlaffung, wenn also durch die Wasserverdunstung ihr Zellsaft konzentrierter geworden wäre, könnten sie eine saugende Wirkung ausüben. Der osmotische Druck jener Eucalyptuszellen müßte demnach den Betrag von 15 Atmosphären übersteigen, damit sie in stark turgescentem Zustande Wasser aus den Leitungsbahnen schöpfen könnten. Es wäre interessant, genauer zu untersuchen, ob die osmotische Kraft der Blattzellen ihrer Höhe über dem Boden entsprechend zunimmt<sup>3)</sup>.

Wie ich aus Pfeffers Pflanzenphysiologie ersehe, hat derselbe schon auf diesen für die Kohäsionstheorie beachtenswerten Umstand

1) Proceed. of the Dublin Society 1903, X, Part. I, Nr. 4.

2) Der Wurzeldruck ist vernachlässigt.

3) Nach Pfeffers Pflanzenphysiologie, II. Aufl. 1897, I, pag. 121 kann der

hingewiesen<sup>1)</sup>. Er sagt nämlich: „Es sei darauf aufmerksam gemacht, daß in den trachealen Bahnen die abschließenden Wandungen ebenso leicht Wasser aufnehmen als abgeben und daß der negative Zug einer kontinuierlichen Wassersäule unvermeidlich auf ein Einsaugen von Wasser, also auf eine abwärts ziehende Wasserbewegung hinarbeiten müßte“.

Zu diesem Bedenken gegen die Zweckmäßigkeit überaus langer Wassersäulen gesellen sich aber schwerere, die gegen ihre Existenzfähigkeit zu sprechen scheinen. Da bei starkem Winde die Blattstiele und Zweige oft starken Erschütterungen und Stößen ausgesetzt sind, so wäre es bei der außerordentlich hohen Spannung solcher sehr langer Wassersäulen in den Saftbahnen wohl möglich, daß jene Erschütterungen genügten, um die Kohäsion der flüssigen Fäden aufzuheben. Bei den Heberversuchen wenigstens bringt ein Stoß mit einem harten Körper, wie sich Herr Oberregierungsrat Weinhold brieflich ausdrückte, „todsicher“ die Unterbrechung stark gespannter Flüssigkeitssäulen hervor.

Nach Askenasy's Angabe<sup>2)</sup> bewirkte auch bei einem Versuche Berthelots die geringste Erschütterung das Zerreißen des Wassers. Allerdings vermochten bei einem Versuche Donnys nach Askenasy's Bericht (l. c. pag. 14) die heftigsten Stöße kein Zer- oder Abreißen der flüssigen Säule hervorzurufen, jedoch war diese auch nicht einmal 1 m lang. Immerhin könnte hinsichtlich des pflanzlichen Wasserleitungsapparates vielleicht der Umstand für die Kohäsionstheorie geltend gemacht werden, daß die Leitungsbahnen größtenteils im Innern der Gewebe geborgen und daher vor „harten“ Stößen geschützt seien.

Jedoch trifft die Kohäsionstheorie noch auf zwei andere Schwierigkeiten, nämlich den Luftgehalt des Wassers der Leitungsbahnen und den undichten Abschluß ihrer Wandungen gegen die Atmosphäre. Was die Kohäsion von lufthaltigem Wasser anbetrifft, so haben Dixon und Joly in ihrer Mitteilung vom 26. Juli 1895 pag. 568—570 allerdings über Versuche berichtet, bei denen solches Wasser (in dem nebenbei das eine Mal auch Holzstückchen eingebracht waren) bis über 7 Atmosphären gespannt gewesen wäre, ohne zu reißen. Jedoch ist sehr zu beachten, daß die Wasserteilchen etwa wie Flüssigkeit im Siedeverzug dabei in Ruhe verharren durften. Nach den Heberver-

---

1) Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. I, 1897, pag. 206 u. 207.

2) S. die Abhandl. von 1898, l. c. pag. 15 des Sonderdrucks.

suchen zu urteilen, tritt dagegen bei Wasser, das in Bewegung ist, die Unterbrechung bei stärkerer Spannung stets ein, wenn es nicht annähernd luftfrei ist. Wie aus Askenasys Bericht (l. c. 1896, pag. 11 des Sonderdruckes) ersichtlich ist, hat auch er seine bekannten Versuche mit Wasser angestellt, „das meist zu wiederholten Malen einige Zeit gekocht war“. Wenn Strasburger tote Pflanzengewebe zu Versuchen verwandte, wurden sie erst längere Zeit mit kochendem Wasser infiltriert. Dagegen fanden Dixon und Joly selbst schon das Wasser, das aus Pflanzen infolge Wurzeldruckes austrat, nicht luftfrei (l. c. pag. 568 Anmerk.). Hierzu kommt nun noch die Luftdurchlässigkeit der Wandungen, zwischen denen sich das Wasser aufwärts bewegt; denn der Hub von Flüssigkeitssäulen auf beträchtliche Höhen durch den Heber ist unbedingt an den Abschluß des Heberrohres gegen die Atmosphäre gebunden. Dieser Abschluß ist bei den Leitungsbahnen der Pflanzen aber bei weitem nicht so gesichert, wie man es gewöhnlich dargestellt findet. In bezug auf diesen Punkt möchte ich diesmal<sup>1)</sup> namentlich auf sehr interessante Versuche Nolls<sup>2)</sup> hinweisen und sie deshalb etwas ausführlicher besprechen, weil sie mir nicht genügend gewürdigt erscheinen und weil sie ferner auffällig an die Wirkung der Partialdrücke bei der Osmose erinnern. Noll brachte nämlich beblätterte Zweige, deren Schnittende er in Wasser tauchte, in eine Atmosphäre von Wasserstoff, Leuchtgas, Kohlensäure und anderen Gasen. Die drei erstgenannten drangen mit ungemeiner Schnelligkeit durch die Intercellularen in die Gefäße ein, so daß ein Manometer bei Anwendung von Kohlensäure einen Überdruck von  $\frac{1}{4}$  Atmosphäre in der Gefäßluft anzeigte und „Wasserstoff mit Luft gemischt in einem Blasenstrom in die Wasservorlage einbrauste“. Auch Sauerstoff bewirkte in den Gefäßen eine Verdichtung, obschon in geringerem Maße. Stickstoff dagegen verhielt sich entgegengesetzt, es rief in den Leitungsbahnen eine erhöhte Verdünnung hervor. Die Spannungserscheinungen kehrten sich nach Nolls Bericht um, wenn er die Gase direkt von den Gefäßbahnen durch die Schnittfläche aufsaugen ließ.

Die mit diesen Gasen beobachteten Vorgänge erinnern ungemein an die bekannten Schulversuche in dem physikalischen Unterricht, wobei man an einem Manometer, das mit einer porösen Tonzelle

1) Vgl. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. XVIII, 1900, pag. 388—392.

2) Über die Luftverdünnung in den Wasserleitungsbahnen der höheren

verbunden ist, eine außerordentlich rasche und starke Erhöhung des Gasdrucks im Innern der Tonzelle nachweist, wenn man die Zelle in eine Atmosphäre von Wasserstoff oder Leuchtgas bringt. In dieser Weise werden ja diejenigen Wirkungen von Partiärdrucken demonstriert, die schon von van't Hoff und nach ihm von Pfeffer zur Erklärung des osmotischen Druckes verwertet worden sind.

Auch bei Nolls Versuchen beiderlei Art scheint mir dieselbe Erklärung auf der Hand zu liegen. Bei der Anwendung von Wasserstoff, Leuchtgas und Kohlensäure ist das Ein- bzw. Ausströmen durch die Gefäßwände darum so beschleunigt, weil auf der jeweilig anderen Seite der Wandung (beim Einströmen innerhalb der Leitungsbahnen, beim Ausströmen in der freien Atmosphäre) das betreffende Gas anfangs überhaupt nicht oder nur in Spuren vorhanden ist. Dagegen strömt der Sauerstoff langsamer ein, weil die Leitungsbahnen denselben in den Blasen zwischen den getrennten Wassersäulchen schon enthalten. Das Verhalten des Stickstoffs läßt sich verstehen, wenn man annimmt, daß die Wandung der Leitungsbahnen für Sauerstoff leichter durchlässig ist als für Stickstoff. Infolge seines partiären Überdrucks innerhalb der Gefäße diffundiert der Sauerstoff nach außen und zwar rascher, als der Stickstoff eindringen kann. (Von dem chemischen Verbrauch des Sauerstoffs innerhalb der Gewebe ist dabei ganz abgesehen.)

Jedenfalls erscheinen Nolls Ergebnisse, gleichgiltig ob unsere speziellen Annahmen zur Erklärung derselben richtig sind, unbegreiflich, wenn man nicht eine relativ hohe Permeabilität der Wände des Trachealsystems für jene Gase und somit auch für die Luftbestandteile annimmt. Diese Auffassung steht zwar, wie bereits gesagt, in einigem Gegensatz zu der üblichen. Sollte diese aber nicht durch die Idee beeinflusst worden sein, daß zum Zustandekommen des Transpirationsstromes ein nahezu dichter Abschluß der Leitungsbahnen von der Atmosphäre erforderlich sei? Und sollte nicht ganz im Gegenteil die Vermutung Beachtung verdienen, daß durch die relative Luftdurchlässigkeit des Trachealsystems die Zerlegung längerer gespannter Wassersäulen in kürzere von geringerer, ja ganz unerheblicher negativer Spannung begünstigt werden soll? Indem sich nämlich solche kurze Wassersäulchen lediglich dadurch, daß der untere Meniskus etwas flacher gewölbt ist als der obere, selbst tragen, braucht ihre innere Spannung, selbst wenn sie im Baum in sehr beträchtlicher Höhe schweben, von der Normalspannung des Wassers nur wenig abzuweichen. Es wird also den lebenden Zellen, selbst wenn sie



# **Zur Frage der Salzausscheidung der Mangrovepflanzen und anderer mit ihnen zusammen wachsender Strandpflanzen.**

Von F. W. C. Areschoug.

In einer im vergangenen Jahr erschienenen Arbeit<sup>1)</sup> lenkte ich die Aufmerksamkeit auf verschiedene bei diesen Pflanzen vorkommende Einrichtungen, deren physiologische Bedeutung wahrscheinlich darin gesucht werden kann, daß sie die Chloride, welche die betreffenden Pflanzen auf Grund ihres Standortes zweifelsohne in größerer Menge aufnehmen, aus den Geweben entfernen. Die Verhältnisse, welche diese Auffassung in hohem Grade wahrscheinlich machen, sind in Kürze folgende.

Durch die von Schimper angestellten Versuche ist erwiesen worden, daß konzentrierte Salzlösungen auf die Pflanzen wie ein absolut tödliches Gift wirken, wie auch, daß die Halophyten, um eine für sie verderbenbringende Anhäufung der Chloride in den Blättern zu verhindern, die Transpiration in der Weise herabzusetzen suchen, daß sie einen xerophilen Bau annehmen. Allein infolge der verminderten Wasserverdunstung würden die assimilatorischen Gewebe des Blattes bald mit Wasser überfüllt werden, was wiederum eine Stockung in der Zufuhr von Nährstoffen verursachen würde, falls nicht besondere Einrichtungen vorhanden wären, welche das Wasser aus diesen Geweben ableiten könnten. Eine solche Ableitung kann man sich auf zwei verschiedenen Wegen realisiert denken, und zwar teils durch besondere Gewebe, welche das Wasser aufspeichern und festhalten, teils durch äußere Einrichtungen, welche Wasser in tropfbar flüssiger Form ausscheiden. In den Blättern fast sämtlicher in meiner oben zitierten Arbeit beschriebenen Pflanzen findet sich ein mehr oder weniger entwickeltes Wassergewebe, das bei den meisten einen allmählichen Zuwachs zeigt und öfters sehr ansehnliche Dimensionen erreicht, wodurch es imstande ist, größeren Wasserquantitäten Platz zu bereiten. Bei gewissen von den betreffenden Pflanzen ist indessen das Wassergewebe wenig entwickelt, und auch dann, wenn es ziemlich mächtig ist, kann man im Zweifel sein, ob dasselbe wirklich imstande ist, eine die assimilatorische Tätigkeit der Gewebe beeinträchtigende

---

1) Untersuchungen über den Blattbau der Mangrovepflanzen. Bibliotheca Botanica, H. 56, Stuttgart 1902.





Ähnlichkeit mit jenen Gebilden. Spaltöffnungen, Drüsen oder andere trichomatische Gebilde, Epidermiszellen oder epithematische Zellgruppen gelangen in beiden Fällen zur Verwendung, und auch die von mir sog. Lenticellhydathoden entsprechen hinsichtlich ihrer Entstehungsweise einigermaßen den Adventivhydathoden, die Haberlandt bei *Conocephalus erectus* Trev. beschrieben hat, und sind oft wie letztere sekundären Ursprungs. Es wäre deshalb höchst auffallend, wenn die Mangrovepflanzen und andere in ihrer unmittelbaren Nähe lebende Strandpflanzen, welche unter solchen Verhältnissen vegetieren, daß sie größere Mengen stark salzhaltigen Wassers aufnehmen, und die infolge einer herabgesetzten Transpiration in geringerem Grade als die meisten anderen Pflanzen auf diesem Wege sich des überflüssigen Wassers entledigen können, das Wasser und die darin gelösten Salze in flüssiger Form nicht auf demselben Wege entfernen könnten, der so vielen anderen Pflanzen zu Gebote steht, obwohl erstere keineswegs solcher Einrichtungen entbehren, die denjenigen ähnlich sind, welche bei den letzteren im Dienste der Wasserausscheidung stehen. Und noch sonderbarer wäre es, wenn die Drüsen bei *Aegiceras* als wassersecernierende Organe funktionieren würden, nicht aber ähnliche Drüsen bei anderen Pflanzen, die auf demselben Standorte wachsen.

Auf Grund des soeben Angeführten habe ich mit einer fast an Gewissheit grenzenden Wahrscheinlichkeit geglaubt annehmen zu dürfen, daß die betreffenden Pflanzen auch durch Ausscheidung flüssigen Wassers sich gegen die aus dem Standorte erwachsenden Unzuträglichkeiten schützen können. Ja, man könnte sogar versucht werden zu behaupten, daß ein Nichtvorhandensein wasserausscheidender Organe ein Mangel in der Organisation dieser Pflanzen sein würde. Ich habe indessen, wie es sich auch gebührt, zu gleicher Zeit betont, daß volle Gewissheit in dieser Frage nur durch sorgfältige Untersuchung im Freien zu gewinnen ist. „Venir voir“ genügt keineswegs.

Ich bin veranlaßt worden auf diese Frage zurückzukommen durch eine in Kopenhagen neulich erschienene Arbeit über Mangrove von Johs. Schmidt<sup>1)</sup>, der während einiger Zeit im Jahre 1900 sich auf der dem Siam zugehörigen Insel Ko-Chang aufgehalten hat. In dieser Arbeit wird auch die Salzausscheidungsfrage gelegentlich besprochen und es wird gezeigt, daß ein solcher durch Drüsen ver-

---

1) Johs. Schmidt, Bidrag till Kundskab om Skuddene hos den Gamle Verdens Mangrovetræer. Köbenhavn 1903.

mittelter Prozess bei *Aegiceras* tatsächlich stattfindet. An den Blättern anderer Mangrovepflanzen hat der Verfasser aber eine Salzausscheidung nicht gesehen, und er meint deshalb, daß ein derartiger Prozess nicht stattfindet. Ich konnte nun allerdings das, was der Verf. in diesem Punkte anführt, unbeachtet lassen, da seine Beweisführung völlig hinfällig ist. Doch habe ich geglaubt die Gelegenheit benutzen zu sollen, um in bezug auf diese Frage einige Gesichtspunkte und Verhältnisse hervorzuheben, die nach meiner Ansicht nicht außer acht gelassen werden dürfen, wenn man durch künftige Untersuchungen im Freien faktische und entscheidende Belege für das Vorhanden- oder Nichtvorhandensein einer Salzausscheidung bei den betreffenden Pflanzen zu erhalten sucht.

In meiner oben zitierten Arbeit habe ich (pag. 41) hervorgehoben, daß von den drei verschiedenen Modi, welche bei den behandelten Halophyten als Schutzmittel in der berührten Hinsicht zur Verwendung gelangen, nicht alle in demselben Grade von allen diesen Pflanzen in Anspruch genommen werden, sondern daß die eine mehr Gebrauch von diesem, die andere mehr Gebrauch von jenem Schutzmittel macht. Also kann auch die Salzausscheidung in bezug auf ihre Effektivität verschieden bei verschiedenen Arten sein. Von theoretischem Gesichtspunkte steht zu erwarten, daß dieselbe am größten sei bei denjenigen Pflanzen, deren Transpiration auf Grund des mehr xerophilen Baues der Blätter für die geringste gehalten werden muß, insbesondere wenn zu gleicher Zeit das Wassergewebe wenig entwickelt ist, wie es sich bei *Aegiceras*, *Avicennia* und *Scolopia* herausgestellt hat. Bei *Aegiceras* befinden sich die wasserausscheidenden Organe in Form von Drüsen soviel man weiß aufschliesslich an der Blattspreite, was den reichlichen und leicht zu beobachtenden Salzbelag an jener erklärt. Was wiederum *Avicennia* betrifft, so finden sich bei dieser Pflanze in einer Cavität an der Innenseite der Blattstielbasis zahlreiche, durch ihre Größe auffallende Drüsen, aus welchen möglicherweise ein großer Teil des für das Blatt bestimmten Wassers ausgeschieden werden kann, natürlich ohne Salzkristalle an der Spreite zu hinterlassen. Hierdurch wird natürlich der Blattspreite eine geringere Quantität Wasser zugeführt, und zu gleicher Zeit wird eine an dieser stattfindende Salzausscheidung herabgesetzt. Da indessen auch bei dieser Pflanze Drüsen von ungefähr demselben Bau wie bei *Aegiceras* an der Blattspreite vorhanden sind, so findet wahrscheinlich auch bei dieser Pflanze eine Salzausscheidung

wozu auch die eigentümliche Behaarung bei *Avicennia* beitragen dürfte. *Scolopia*, die nicht eine Mangrovepflanze im engeren Sinne ist, sondern auf der inneren Grenze der Mangrove gegen die Landseite zu vorkommen soll und die deswegen dem Salzwasser weniger ausgesetzt ist, besitzt nur an den Blattstielen sehr eigentümliche, aus Fibrovasalgewebe bestehende Hydathoden, durch welche die Wasserzufuhr zur Blattspreite vermindert werden kann. Und da an der Blattspreite keine Einrichtungen vorkommen, in denen man Hydathoden erblicken könnte, so kann auch keine Salzablagerung an den Blättern erwartet werden. Oft sind die wasserausscheidenden Organe bei anderen Halophyten in Cavitäten in der Blattmasse verlegt, so daß die betreffenden Sekretionsprodukte schwerlich an der Blattspreite auftreten können. Wenn, wie es aus guten Gründen zu vermuten steht, die Lenticellhydathoden als wasserausscheidende Organe funktionieren, so bleibt offenbar das Salz in den schließlich desorganisierten Zellen zurück und entgeht somit der Aufmerksamkeit. Alle diese Umstände sind in Betracht zu ziehen, wenn man sich davon vergewissern will, ob bei diesen Pflanzen eine Wasser- bzw. Salzausscheidung stattfindet oder nicht. Und man lasse sich auch nicht durch den Umstand irreführen, daß das Meer diese Pflanzen überspült und in dieser Weise die Bildung einer Salzkruste an ihrer Oberfläche bewirken kann, denn dies schließt keineswegs die Möglichkeit aus, daß solche Pflanzen zu gleicher Zeit selbst Wasser ausscheiden können.

Was wiederum die Organe der Wasserausscheidung betrifft, so habe ich in der diesbezüglichen Darstellung ausdrücklich betont (pag. 32), daß alle solche Einrichtungen von mir aufgenommen worden sind, deren Funktion noch unbekannt ist, von denen man aber auf Grund ihres Baues oder sonstigen Verhältnisse vermuten könnte, daß sie als Wasserausscheidungsorgane funktionieren, wenn ich auch selbst in dieser Hinsicht Zweifel hegte. Ich beabsichtige damit, die Aufmerksamkeit auf solche Gebilde zu lenken und dieselben zur näheren Untersuchung denjenigen Forschern zu empfehlen, die in der Lage sein werden, die Mangrovevegetation an Ort und Stelle zu untersuchen. Besonders zweifelhaft bin ich gewesen bezüglich der bei *Sonneratia caseolaris* vorkommenden, sekretzellenähnlichen, großen, runden Epidermiszellen, die gewöhnlich als Wasserzellen aufgefaßt werden, sowie auch in bezug auf die sogenannten Lenticellhydathoden, besonders wenn sie mit dem Wasserleitungsgewebe nicht in Verbindung stehen, in welchem Falle sie als Korkwarzen rubriziert

werden können, was indessen nicht dagegen spricht, daß sie Wasser ausscheiden.

Es muß also ein jeder, der durch Untersuchungen im Freien sich davon überzeugen will, ob bei diesen Pflanzen eine Salzausscheidung stattfindet, zuerst wissen, an welchen Teilen des Blattes eine solche Ausscheidung erwartet werden kann, und außerdem darf er sich keineswegs vorstellen, daß diese Sekretion immer so reichlich sein muß, daß sie beim ersten Blick immer ohne weiteres beobachtet werden kann, oder daß die betreffende Ausscheidung nicht stattfinden kann, wenn die Blätter zeitweise vom Meerwasser überspült werden.

Lund, den 8. Dezember 1903.

## Über die Bildung von hibernakelähnlichen Sprossen bei *Stellaria*

### *nemorum*

Von F. W. Neger (Eisenach).

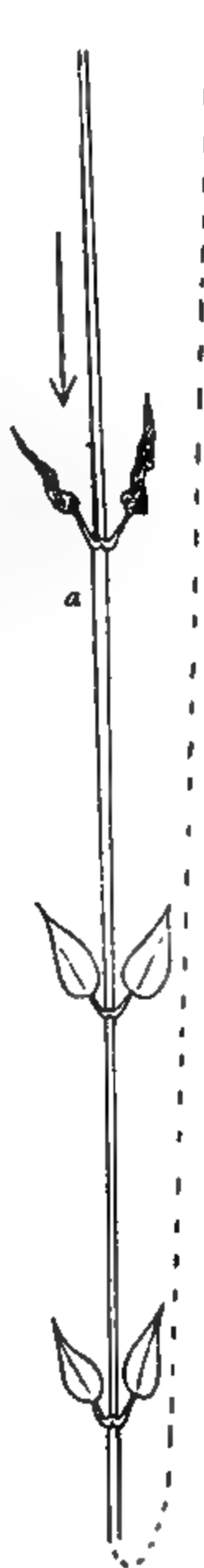
Hierzu eine Textfigur.

An der Hainmiere treten unter gewissen Umständen eigentümliche Sprosse auf, welche, indem sie sich im Herbst in feuchte Moosrasen oder lockere Erde einbohren, offenbar zur Überwinterung dienen und daher wohl mit den Hibernakeln gewisser Wasserpflanzen, z. B. *Potamogeton crispus*, verglichen werden können. Ob diese Sprosse überall zur Ausbildung kommen, kann ich nicht entscheiden; in ausgezeichneter Weise beobachtete ich sie an den mit einer üppigen Moosflora bedeckten Felsen der Waldschluchten im Eisenacher Rotliegenden, und auf diese Lokalität beziehen sich auch die nachstehenden Ausführungen:

Schon im Sommer fiel mir auf, daß die sonst normal entwickelten Pflanzen der *Stellaria* stellenweise aus einem der unteren Knoten langhinkriechende Ausläufer entsenden, welche durch die sehr langgestreckten Internodien und die winzigen — den normalen Blättern aber im Umriss ähnlichen — Blätter auffielen. Wenn auch die Bildung derartiger oberirdischer plagiotroper Sprosse für *Stellaria nemorum* bisher noch nicht bekannt zu sein scheint, so sah ich darin doch nichts Merkwürdiges, nachdem bekannt ist, daß die Erzeugung langgliedriger Ausläufer durch eine dauernd feuchte Atmosphäre sowie durch gedämpftes Licht begünstigt wird.<sup>1)</sup>

1) Vgl. z. B. Goebel, Organographie pag. 642. Ganz gelegentlich werden diese Wandersprosse erwähnt von Grevilius, Biologisch-Physiognomische Unter-

Einen anderen Eindruck erhielt ich von der Erscheinung im Winter. Zunächst beobachtete ich schon im Herbst, daß die oben beschriebenen Wandersprosse in großer Anzahl auftreten. Sie hängen dann in der Regel in Form zierlicher Girlanden schlaff von den Felsen herab. Ihre Länge beträgt 1—2 m, zuweilen sogar bis 3 m, die einzelnen Internodien messen 6—10 cm. Zu Anfang Winter endlich boten jene mit Wandersprossen überspannten Felswände einen recht merkwürdigen Anblick; die Enden der Sprosse hatten sich in dichte Moosrasen oder feuchte Erde eing bohrt, um hier reich verzweigte und reich bewurzelte Sprosse zu bilden, welche ein ganz anderes Aussehen haben als die oberirdischen Sprosse. Die Internodien sind sehr kurz, die Blätter also gedrängt, und von lanzettlicher bis länglicher Gestalt (mit kaum entwickeltem Blattstiel), ähnlich denjenigen gewisser *Cerastium*-Arten, von fleischiger Konsistenz; zuweilen — bei vollkommenem Ausschlusse des Lichtes — sind sie niederblattartig schuppenförmig und bleich bis gelblich, in den meisten Fällen — wenn



die Winterlager in Moosrasen gebildet werden, welche offenbar eine geringe Lichtmenge eintreten lassen — haben sie hellgrüne Farbe. Die Bildung dieser Wintersprosse kommt, wie aus vergleichenden Beobachtungen verschiedener Entwicklungsstadien — in der freien Natur — hervorgeht, folgermaßen zustande:

Die im Herbst sich entwickelnden Wandersprosse wachsen, indem sie der mehr oder weniger senkrechten Felswand anliegen, fast stets senkrecht nach unten, der Talsole zu, welche sie zuweilen auch erreichen; selten beobachtet man Sprosse, welche an der Felswand entlang horizontal weiterwachsen oder gar sich aufrichten, um in die Höhe zu klettern. An einzelnen Knoten bilden sich Adventivwurzeln, welche in das lockere, dem Felsen anliegende Erdreich oder in Felspalten eindringen. Wenn die Sprosse eine gewisse Länge erreicht haben und die Jahreszeit vorgerückt ist, entsenden sie schräg nach unten gegen den Felsen zu gerichtete Seitensprosse, welche offenbar die Aufgabe haben, „das Terrain gewissermaßen zu sondieren“. Findet sich an der betreffenden Stelle ein Moospolster, Blätterhaufen oder feuchte Erde, so dringt der Seitensproß in dieses Substrat ein und entwickelt hier ein Winterlager. Ist die Stelle aber hierfür nicht geeignet, so stellt der Seitensproß sein Wachstum bald ein. Der gleiche Vorgang spielt sich an mehreren Knoten eines längeren Wandersprosses ab.

Überraschend ist nun, wie bei diesen in den Boden eindringenden Sprossen die Reaktionsfähigkeit auf geotropische und heliotropische Reize vollkommen ausgeschaltet zu sein und wie die Sproßspitze einzig und allein durch den hydrotropischen Reiz, welcher von dem feuchten Substrat ausgeht, beherrscht zu sein scheint.

Die in der soeben angegebenen Weise entstandenen Winterlager überdauern in Moosrasen, Blätterhaufen etc. die Winterkälte sehr wohl und scheinen unter diesem Schutz gegen Vertrocknung auch eine bis zum Gefrieren führende Abkühlung ohne Schaden zu ertragen.

Wohlbewurzelte Wintersprosse, in günstige Vegetationsbedingungen gebracht, entwickeln sich zu vollkommen normalen Pflanzen. Nicht selten gelingt es der Spitze eines Wandersprosses, die Talsole noch vor Einbruch des Winters zu erreichen; dann bohrt sich dieselbe in die den Boden bedeckende Schicht abgefallenen Laubes ein und entwickelt hier besonders reich verzweigte Winterlager, ein Zeichen,

bedingungen bietet. An nahe der Talsole einspringenden Felsen beobachtet man dann zuweilen, daß die Sprosse eine beträchtliche Strecke lang frei in der Luft hängend dem Boden zuwachsen — offenbar angezogen von dem von der Laubdecke ausgehenden Feuchtigkeitsreiz.

Diese letztere Beobachtung scheint mir darauf hinzuweisen, daß dem ganzen Vorgang (außer der Bildung von an geeigneter Stelle angelegten Überwinterungsorganen) noch eine besondere biologische Bedeutung zukommt.

Ich möchte die Wandersprosse der *Stellaria nemorum* auffassen als einer zielbewußten Ortsveränderung dienend. Unsere Pflanze liebt bekanntlich einen sehr feuchten Standort. Nun sind die Feuchtigkeitsverhältnisse in den höheren Lagen der Felswände offenbar weniger günstig als in den tieferen; am günstigsten sind sie in der Talsole. Wenn die Pflanzen also Wandersprosse entsenden, welche an einer geeigneten Stelle Überwinterungssprosse bilden, so ist es nur zweckmäßig, wenn diese in einem für die Entwicklung der nächstjährigen Pflanze günstigen — nämlich möglichst feuchten — Boden angelegt werden.

#### Figurerklärung.

Die Wachstumsrichtung des Sprosses wird durch den Pfeil angegeben. *a* oberirdischer kriechender Sproß, *b* unterirdischer (Überwinterungs-)Sproß. Bei *a* verwelkte Blätter.

### Literatur.

**H. Klebahn, Die wirtswachsenden Rostpilze.** Versuch einer Gesamtdarstellung ihrer biologischen Verhältnisse. Berlin, Verlag von Gebr. Borntraeger. Preis: 20 Mk.

Über die heteröcischen Rostpilze hat sich seit de Barys grundlegenden Arbeiten eine umfangreiche, aber sehr zerstreute Literatur entwickelt. Nicht nur gelang es bei einer großen Anzahl von Formen den Wirtswechsel experimentell festzustellen, sondern es ergaben sich bei diesen Untersuchungen auch eine Anzahl allgemein interessanter Tatsachen. Es braucht nur erinnert zu werden an die Spezialisierungserscheinungen, an die Debatten über Erikssons Mykoplasma-Hypothese u. a. Klebahn, welcher sich bei der Rostpilzforschung selbst in hervorragender Weise beteiligt hat, hat sich durch das vorliegende Buch das Verdienst erworben, alles auf diesem Gebiete Bekannte zu sammeln und in kritischer Beleuchtung darzustellen. Das Werk zerfällt in einen allgemeinen und einen speziellen Teil. Im ersteren werden nicht nur die allgemeinen Fragen in klarer Darstellung erörtert, sondern auch die Untersuchungsmethoden angegeben, der spezielle bringt eine eingehende Darstellung der einzelnen heteröcischen Rostpilzformen. Wie erwünscht ein solches Buch sein mußte, geht schon aus dem Umfang des Literaturverzeichnisses hervor.







Fig 5



Fig 3

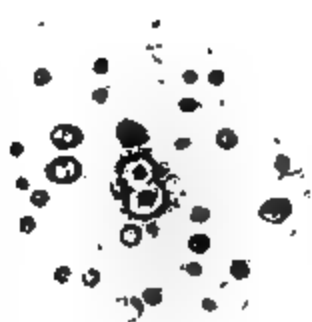


Fig 1

Fig 10



Fig 8



Fig 11



Fig 12



Fig



Fig 16





# FLORA

ODER

## ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN  
VON DER  
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

HERAUSGEBER: Dr. K. GOEBEL

Professor der Botanik in München.

93. B A N D. J A H R G A N G 1904.

Heft III mit 43 Textfiguren.

Erschienen am 7. Mai 1904.

Inhalt: Dr. EM. RÄDL, Über die Anziehung der Organismen durch das Licht . . .	Seite 167—178
A. TSCHIRCH, Über den sog. Harzfluß . . . . .	„ 179—198
Dr. A. GÜNTHART, Blütenbiologische Untersuchungen. (Nr. 2. Beiträge zur Blütenbiologie der Dipsaceen) . . . . .	„ 199—250
O. ROSENBERG, Über die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich . . . . .	„ 251—259
Dr. phil. JOHS. SCHMIDT, Zur Frage der Salzausscheidung der Mangrovepflanzen . . . . .	„ 260—261
LITERATUR: Th. M. Holferty, The Archegonium of <i>Mnium cuspidatum</i> . — Dr. F. G. Kohl, Über die Organisation und Physiologie der Cyanophyceenzelle und die mitotische Teilung ihres Kernes. — Botany of the Faroes based upon Danish investigations. — Jahresbericht der Vereinigung der Vertreter der angewandten Botanik. — Ludwig Kindt, Die Kultur des Kakaobaumes und seine Schädlinge. — W. Johannsen, Über Erbllichkeit in Populationen und in reinen Linien. — O. Kirchner, E. Loew, C. Schroeter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. — L. Errera, Une leçon élémentaire sur le Darwinisme. — Dr. Walther Schoenichen, Die Abstammungslehre im Unterrichte der Schule. — Max Fleischer, Die Musci der Flora von Bultenzorg. — J. C. Willis, A manual and dictionary of the flowering plants and ferns. — M. Möbius, Matthias Jacob Schleiden. — Dr. W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. — Prof. Dr. W. K. von Dalla Torre und Ludwig Graf von Sarnthelm, Die Moose (Bryophyta) von Tirol, Vorarlberg und Liechtenstein. — Prof. Dr. A. Koch, Jahresbericht über die Fortschritte in der Lehre von den Gärungsorganismen. — G. Roth, Die europäischen Laubmoose. — P. Knuth, O. Appel und E. Loew, Handbuch der Blütenbiologie. — von Post, Tom, und Kuntze, Otto, Lexicon generum phanerogamarum. — Gürke, M., Plantae europaeae. — K. Kraepelin, Exkursionsflora für Nord- und Mitteldeutschland. — Jerosch, Marie, Geschichte und Herkunft der schweizerischen Alpenflora . . . . .	262—270

MARBURG.

N. G. ELWERT'SCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG.

1904.

## Bemerkung.

Das Honorar beträgt 25 Mk. pro Druckbogen, für die Literaturbesprechungen 30 Mk. Die Mitarbeiter erhalten 80 Sonderabdrücke kostenfrei. Wird eine größere Anzahl gewünscht, so werden für Druck und Papier berechnet:

Für 10 Exemplare pro Druckbogen	Mk. 1.20;	pro einfarb. einfache Tafel	Mk. —.80
„ 20	„ „ „	„ 2.50	„ „ „ —.60
„ 30	„ „ „	„ 3.80	„ „ „ —.90
„ 40	„ „ „	„ 5.—	„ „ „ 1.20
„ 50	„ „ „	„ 6.50	„ „ „ 1.50
„ 60	„ „ „	„ 8.—	„ „ „ 2.—
„ 70	„ „ „	„ 9.20	„ „ „ 2.50
„ 80	„ „ „	„ 10.50	„ „ „ 3.—
„ 90	„ „ „	„ 11.50	„ „ „ 3.50
„ 100	„ „ „	„ 13.50	„ „ „ 4.—

Dissertationen und Abhandlungen systematischen Inhalts werden nicht honoriert; für solche, die umfangreicher als 4 Bogen sind, werden nur 4 Bogen honoriert. Die Kosten für Abbildungen und Tafeln hat bei Dissertationen der Verfasser zu tragen. Da bei diesen von der Verlagshandlung nur die Herstellungskosten berechnet werden, so muß dieselbe Barzahlung nach Empfang zur Voraussetzung machen. Bei fremdsprachlichen Manuskripten hat der Verfasser die Kosten der Übersetzung zu tragen. Korrekturentschädigungen, die von der Druckerei für nicht verschuldete Korrekturen in Anrechnung gebracht werden, fallen dem Verfasser zur Last. Die Zahlung der Honorare erfolgt nach Abschluß eines Bandes.

Der Bezugspreis eines Bandes beträgt 20 Mark. Jedes Jahr erscheint ein Band im Umfang von mindestens 80 Druckbogen und zahlreichen Tafeln in 3 bis 5 Heften. Nach Bedürfnis schließen sich an die Jahrgänge Ergänzungsbände an, welche besonders berechnet werden.

Manuskripte und Literatur für die „Flora“ sind an den Herausgeber, Herrn Prof. Dr. Goebel in München, Luisenstraße 27/II, zu senden, Korrekturen an die Druckerei von Val. Höfling, München, Lämmerstraße 1. Alle geschäftlichen Anfragen etc. sind an die unterzeichnete Verlagshandlung zu richten.

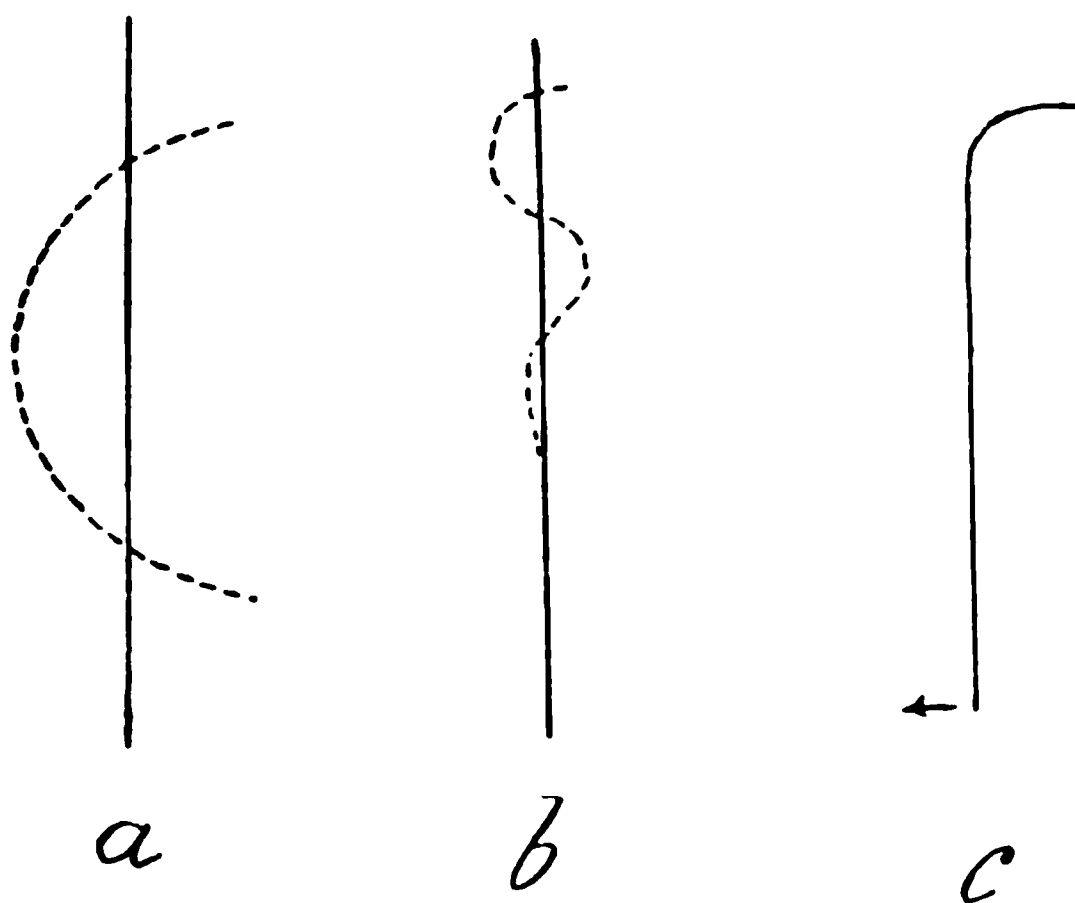
N. G. Elwert'sche Verlagsbuchhandlung  
Marburg (Hessen-Nassau).







Die Krümmung eines Pflanzenkeimlings gegen den Lichtstrahl ist mit Energieverbrauch verknüpft. Mit der Annahme, daß nur die Lichtmenge die Krümmung verursacht, nimmt man zugleich an, daß sich die Pflanze nur aus ihren inneren Kräften krümmt. Eine jede solche Krümmung ist mit einer Verschiebung eines Teils der Pflanzensubstanz in der Richtung gegen das Licht verbunden, denn der Scheitel des Keimlings wird dabei dem Licht genähert. Wenn es nun richtig ist, daß nur innere Kräfte diese Krümmung verursachen, so muß die Arbeit, welche bei der Verschiebung der Pflanzensubstanz gegen das Licht verbraucht war, ein negatives Äquivalent haben, oder mit anderen Worten, es muß entweder eine äquivalente Verschiebung der Pflanzensubstanz vom Licht weg an dunklen Pflanzen stattgefunden haben, oder ein dieser Verschiebung äquivalenter Druck. Wenn sich



**Fig. 1.** Schematische Darstellung der Krümmungsformen aus inneren Kräften: Bei *a* ist das ganze Stäbchen frei und gleich krümmungsfähig, bei *b* krümmt sich nur der obere Teil, bei *c* ist der untere Teil befestigt und drückt bei der Krümmung auf der Unterlage in der Richtung des angedeuteten Pfeiles.

z. B. ein aufrechtstehendes Holzstäbchen durch einscitige Erwärmung krümmen würde, so würde sich ein Teil desselben der Wärmequelle nähern, ein äquivalenter Teil sich von derselben entfernen. Das Stäbchen würde z. B. die Form annehmen, wie sie auf der Fig. 1 *a* punktiert angedeutet ist, denn ein System innerer Kräfte kann seinen Schwerpunkt in keiner Richtung verschieben. Ein Wickenkeimling, dessen Rückenseite (d. h. die phototropisch empfindlichste Seite) dem Licht zugekehrt ist, sollte sich nach diesem Postulat etwa wie es an der Fig. 1 *b* angedeutet ist, krümmen.

















Nr.	Art	Versuchs- dauer in Stunden	Reaktion	Bemerkung
11	Pisum	2	+	Rücken beleuchtet
12	"	3	—	do.
13	"	4	+	do.
14	"	3	+	do.
15	"	3.5	+	do.
16	"	2	+	do.
17	"	4	+	do.
18	"	3	+	do.
19	"	3	—	Seite beleuchtet
20	"	2.5	+	do.
21	"	3.5	+	Rücken beleuchtet
22	"	5	+	do.
23	"	5	+	do.
24	"	4	—	do.
25	Vicia	2	+	do.
26	Avena	2.5	+	
27	"	2.5	—	Der untere Keimling hat nicht reagiert
28	Vicia	3	+	Rücken beleuchtet
29	Avena	4	+	
30	Pisum	10	+	do.
31	"	3	—	do.
32	"	4.5	+	
33	"	13	±	do. Beide K. haben sehr schwach rea-
34	"	4.5	+	do. [giert
35	"	5	+	do.
36	Vicia	3	+	do.
37	"	2	+	do.
38	Pisum	4	—	do.
39	"	9	+	do.
40	"	5	+	do.
41	"	3	+	do.
42	"	9	+	do.
43	"	2.5	+	do.
44	"	6	+	do.
45	Avena	10	+	
46	Pisum	4.5	—	Rücken beleuchtet
47—50	Avena	4	+	
			(viermal)	
51	Vicia	3	+	do.

Wenn ich in dieser Tabelle diejenigen Fälle, wo kein Unterschied zwischen der Krümmung des oberen und des unteren Keimlings bemerkbar war, zu den ungünstigen zähle, so fallen aus den





Versuche nach meinem Plane durchführten, den Harzfluß der Coniferen und die Bildung der sog. Harzgallen näher studiert.

Die Resultate, welche wir bei den 400 Versuchen an *Abies pectinata* DC., *Picea vulgaris* Link, *Pinus silvestris* L. und *Larix europaea* DC. — also sämtlich Pflanzen, die zur Harzung herangezogen werden — erhielten und die durch zahlreiche Beobachtungen an natürlich entstandenen Wunden im Walde kontrolliert wurden, lassen sich in folgende Sätze zusammenfassen<sup>1)</sup>:

I

II

Fig. 1. Schematische Darstellung der Entstehung des Harzflusses am Stammquerschnitt. I Rinde. II Nach der Verwundung entstandenes Neuholz mit Harzkanälen (HK) in der Umgebung der Wunde. III Altholz. Das Harz ist schwarz gehalten.

Durch jede Verwundung, welche das Kambium verletzt, wird bei den vier Abietineen Harzfluß erzeugt.

Dieser Harzfluß setzt sich zusammen aus einem primären, unmittelbar nach der Verwundung eintretenden und nur kurze Zeit anhaltenden Harzflusse geringer Ergiebigkeit, bei dem das Sekret aus

1) Vergl. auch Tschirch und Faber, Experimentaluntersuchungen über





**Bruchwunden.** Knicken von Zweigen und Abreißen von Nebenzweigen an der Insertionsstelle.

**Schnittwunden.** Glatte Einschnitte in radialer Richtung.

Die Folgen der Verwundung sind zwar in allen Fällen im wesentlichen stets dieselben, immerhin verhalten sich die verschiedenen Baumarten gegen einzelne Wunden ein wenig verschieden. Am empfindlichsten gegen Verwundungen ist die Lärche.

\* \* \*

Die sog. Harzgallen, die ich anfangs glaubte für den Harzfluß mitverantwortlich machen zu können, haben damit nichts zu tun, da sie allseitig geschlossen sind. Nur insofern haben sie Beziehungen dazu, als sie ebenfalls nur infolge von Verwundungen entstehen. Speziell auf diese Gebilde gerichtete Untersuchungen<sup>1)</sup> haben nämlich Folgendes ergeben.

Harzgallen bilden sich nur infolge von Verwundungen und zwar nur wenn das Kambium verletzt wurde.

Als erste Folge der Verwundung bildet sich ein eigentümliches Wundparenchym, welches entweder aus typischen Parenchymzellen oder aus „Tracheidalparenchym“ besteht und welches entweder ziemlich unvermittelt oder durch zahlreiche Übergänge in typisches Tracheidengewebe übergeht. In diesem pathologischen Holzgewebe, vornehmlich in dem typischen Tracheidalparenchym, bilden sich die Harzgallen und zwar, wie es scheint, rein lysigen. Einige Zellen dieses Gewebes entwickeln nämlich eine resinogene Schicht. In dieser entsteht das Sekret in ähnlicher Weise wie ich dies für die Sekretzellen überhaupt beschrieben habe.<sup>2)</sup> Dann beginnt die primäre und sekundäre Membran dieser Harzzellen zu verschleimen — die tertiäre Membran bleibt lange intakt — und schließlich gehen die Zellen zugrunde und die Mitte der Harzgalle führt einen grossen Harzklumpen. Die Randzellen der Harzgallen werden in diese Resinosis nicht einbezogen. Sie bilden überhaupt kein Sekret.

Weit über 400 Versuche an fünf verschiedenen Abietineen — *Pinus silvestris*, *Picea vulgaris*, *Abies pectinata*, *Pinus Strobus* und *Larix europaea* — mit denselben Verwundungsarten, die oben er-

---

1) Vergl. Tschirch und Nottberg, Experimentaluntersuchungen über die Bildung der Harzgallen und verwandter Gebilde bei unseren Abietineen (Arch. d. Pharm. 1897 pag. 256) und Nottbergs Dissertation 1897 (Abdr. aus der Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten VII) mit 1 Taf. und 10 Textfiguren.

2) Harze und Harzbehälter pag. 389.

Flora 1904.





den Anstoß gab, längst vernarbt. Aber noch in vielen Fällen ließe sich die Verwundung auch nach Jahren noch nachweisen, wenn wir sorgfältig darnach suchten.

Mit den pathologischen Kanälen des eigentlichen Harzflusses haben die Harzgallen nichts zu tun. Sie bilden sich bald innerhalb, bald außerhalb der Zone, wo diese Kanäle liegen. Nun kann aber bei schweren Wunden und starkem Harzfluß auch wohl normal der Fall eintreten, daß die ganze Schicht, in der die pathologischen Kanäle des Harzflusses lagen, verharzt, d. h. auch die trennenden Markstrahlen des anastomosierenden Netzes mitverharzen. Dann entstehen sog. Harzfließen oder -Platten im Gewebe, die durch ihre flache Form sich von den im allgemeinen rundlich-ovalen eigentlichen Harzgallen unterscheiden. Der Fall scheint aber relativ selten zu sein.

Vergleicht man die an rezenten Coniferen erzielten Resultate mit den Befunden, die Conwentz<sup>1)</sup> beim Bernstein beschreibt, so findet sich fast überall Übereinstimmung und ich stimme vollständig Conwentz bei, daß wir berechtigt sind anzunehmen, daß kein Baum des Bernsteinwaldes gesund war, sondern alle mehr oder weniger tiefgreifende Wunden gezeigt haben müssen.

Als „falsche Harzgallen“ möchte ich eine Bildung bezeichnen, die mir einige Male, allerdings sehr selten, begegnet ist und deren Entstehung in allen Punkten von den echten Harzgallen abweicht. Bei nicht sehr großen Wunden an Pflanzen, die die Neigung besitzen starke Überwallungswülste zu bilden, kann es vorkommen, daß der Harzbalsam über der Wunde eintrocknet und dann von dem Überwallungswulst eingeschlossen, gewissermaßen eingefangen wird. Das Harz liegt in diesem Falle der Wunde so fest auf, daß weder

Fig. 5. Harzgalle im Stammlängsschnitt (schematisch). Bezeichnung wie in Fig. 4.

1) Monographie der baltischen Bernsteinbäume, Danzig 1890, pag. 145.

der Überwallungswulst noch die Neuholzschichten es beiseite schieben können. Die Pflanze läßt es alsdann liegen, und so gelangt die Harzinsel schließlich im Laufe der Jahre tief ins Holz hinein, eine echte Harzgalle vortäuschend. Derartige Bildungen sind aber von den echten Harzgallen leicht zu unterscheiden, denn sie zeigen an ihrem Rande niemals den für die typischen Harzgallen charakteristischen dreifachen Saum: zu innerst in Auflösung begriffene Zellen, dann harzführendes Tracheidalparenchym und endlich Tracheidalparenchym, dessen Zellen leer sind.

\*     \*     \*

Damit war die Frage, soweit sie die Gymnospermen, speziell die Coniferen betraf, beantwortet und ich konnte mich zu den Angiospermen wenden.

Mittlerweile hatte jedoch Jos. Moeller eine inhaltreiche und wichtige Arbeit über die Entstehung des Harzflusses bei Liquidambar veröffentlicht<sup>1)</sup>, welcher ebenfalls auf Grund von Experimenten die Frage des Harzflusses zu lösen sucht. Die Versuche wurden von L. Planchon in Montpellier und von Mohr in Mobile (Alabama) ausgeführt. Jos. Moeller kommt bei Liquidambar zu folgendem Resultate:

„Weder in der Borke noch in der Rinde bildet sich Balsam, sondern einzig und allein im jungen Holze. Hier entstehen infolge von Verletzungen zunächst intercellulare, später lysigene Balsamgänge, die quer angeschnitten werden müssen, wenn sie ihren Inhalt entleeren sollen. In den Markstrahlen entsteht primär kein Balsam, doch können die Markstrahlen sekundär in die Balsambildung einbezogen werden.“

Moeller hat für Liquidambar die Frage gelöst. Er war der erste, der erkannte, daß nicht die Rinde, sondern das Neuholz der Ort ist, von dem der Harzfluß ausgeht. Da sich nun herausgestellt hatte, daß die Coniferen sich ganz wie Liquidambar verhielten, lag die Vermutung nahe, daß die Bildung des Harzflusses bei den Pflanzen überhaupt nach einem einheitlichen Gesetze erfolgt, welches sowohl für die Gymnospermen wie für die Angiospermen gilt. Es blieb nunmehr zu untersuchen, ob sich die übrigen Angiospermen, bei denen wir Harzfluß beobachten, ebenso verhalten wie Liquidambar und die Coniferen.

1) Jos. Moeller, Über Liquidambar und Storax. Zeitschr. d. allgem.

Ich hatte bereits während meines Aufenthaltes in Indien (1888/89) eine Anzahl von Verwundungen an harzliefernden Bäumen unternommen, die mich über eine Reihe von Fragen, den Harzfluß bei den Angiospermen betreffend, vorläufig orientierten. Doch blieb noch vieles unklar. Ich habe daher vor einigen Jahren Herrn Prof. Treub gebeten, einige Versuche in Buitenzorg anzustellen und mir das Material zu senden. Mit gewohnter Liebenswürdigkeit und Bereitwilligkeit ist derselbe auf meine Wünsche eingegangen, hat die Versuche genau nach dem Programm durchgeführt und mir die verwundeten Zweige alsdann gesandt.

Das Programm enthielt folgende Punkte:

1. Als zu verwundende Pflanzen wurden bezeichnet: *Styrax Benzoin* Dryand. (liefert die Benzoe), *Canarium commune* L. (liefert das Manila-Elemi), *Shorea stenoptera* Burck (liefert ein Copal-Dammar), *Toluidra Balsamum* L. (liefert den Tolubalsam) und *T. Pereirae* Baillon (liefert den Perubalsam).
2. Die Wunden wurden in folgender Art angebracht:
  - a) Fensterwunden. Entfernen größerer rechteckiger Rindenstücke bis an das Kambium.
  - b) Ringelungswunden. Entfernen eines ringförmigen Rindenstückes.
  - c) Schwellwunden. Anbrennen einer circumscribten Partie mittels einer Flamme.
  - d) Kleinere Schnitt- und Kerbwunden, teils nur bis zum Holz, teils in dieses hinein.

Die verwundeten Zweige wurden etwa nach drei Monaten abgesägt und mir übersandt.

Von den für die Versuche ausgewählten Pflanzen enthält *Styrax Benzoin* Dryand., wie ich bereits früher festgestellt hatte<sup>1)</sup>, in keinem seiner Organe Sekretbehälter. Die *Toluidra*-arten enthalten zwar in der primären Rinde der Zweige schizogene Gänge, dieselben werden jedoch später mit der primären Rinde abgeworfen.

*Canarium commune* L. enthält in der Rinde und in den Siebteilen der markständigen Gefäßbündel Harzkanäle, *Shorea stenoptera* Burck. führt dergleichen im Mark.

Außer diesen Pflanzen wurde alsdann noch *Liquidambar orientalis* und *styraciflua* zum Vergleich herangezogen, von denen ich Material verwundeter Zweige Herrn Prof. Jos. Moeller

---

1) Ber. d. d. Bot. Ges. 1890, pag. 48.

verdanke, der ja die Verhältnisse bei dieser Gattung eingehend studiert und beschrieben hat.

Die Untersuchungen wurden von mir in Gemeinschaft mit Herrn Svendsen durchgeführt.<sup>1)</sup>

\* \* \*

**Styrax Benzoin.** Der unverwundete Zweig enthielt weder in der Rinde noch im Holzkörper Sekretbehälter.

An einem Zweige von ca. 7 cm Durchmesser war durch eine Ringelungswunde ein 2,5 cm breiter Rindenstreifen abgelöst worden, so daß der Holzkörper in der ganzen Ausdehnung der Wunde freigelegt war. An der Oberseite der Wunde hatte sich ein kräftiger Überwallungswulst gebildet, an der Unterseite derselben ein kleinerer. Dort, wo der Rindenwulst dick war, war auch viel Neuholz gebildet, an den anderen Stellen weniger. Das Neuholz war scharf gegen das Altholz abgegrenzt und führte reichlich Harzkanäle, die sich an einzelnen Stellen bis 5 cm von der Wunde entfernt verfolgen ließen. Im Neuholz war „Tracheidalparenchym“ gebildet, die Zellen waren wenig verdickt, die Markstrahlen undeutlich, das Tracheidalparenchym zeigte alle Übergänge zwischen Parenchym mit wenig deutlichen Hof-tüpfeln und sehr kurzen Tracheiden mit kaum schräg gestellten Querwänden. Bisweilen traten auch Sclereiden auf. Stärke war reichlich vorhanden. Das Neuholz trug also den Charakter von „pathologischem Holz“. In diesem Gewebe hatten sich nun die Harzkanäle gebildet und zwar in der dem Altholz benachbarten Partie. Die Harzkanäle waren in ihrer Anlage schizogen und zeigten im jüngsten Stadium eine deutliche resinogene Schicht. Der fertige Kanal ist im Querschnitt von ca. 5—8 sezernierenden Zellen umgeben. Verhältnismäßig frühzeitig beginnt die lysigene Erweiterung der Kanäle, so daß die Kanäle nun schizolysigen werden. Die Auflösung der Zellen erfolgt in der gleichen Weise, wie ich dies für die Rutaceen beschrieben habe.<sup>2)</sup> Bemerkenswert erscheint, daß aus der Membran, bevor sie sich löst, zunächst das sog. Lignin verschwindet. Die Membranen der die Harzlücken umgebenden Zellen reagieren daher nicht auf Phloroglucinsalzsäure. Die Kanäle erweitern sich schließlich so stark, daß sie von Markstrahl zu Markstrahl reichen, ja häufig werden sogar die Markstrahlen ergriffen; die Auflösung beginnt bei diesen an

<sup>1)</sup> Betreffs der Einzelheiten sei auf die Dissertation von Svendsen verwiesen (Bern 1904).





zorg verwundeter Zweige, so daß, da die Droge aus Siam, das Buitenzorger Material aber von aus Sumatra stammenden Pflanzen herrührte, nunmehr erwiesen ist, daß die Bildung der Siam- und der Sumatrabenzoe in gleicher Weise vor sich geht. .

\*   \*   \*

**Canarium commune L.** In der primären Rinde der Zweige liegen in Ausbuchtungen von Bastzellgruppen große schizogene Sekretbehälter, kleinere in der sekundären Rinde. Gleichgebaute Harzgänge finden sich auch im Siebteil der markständigen Bündel. Die Kanäle sind hier und da lysigen erweitert. Das Holz enthält keine Sekretbehälter.

Von einem ca. 6 cm dicken Zweige war ein ca. 5 cm breiter Rindenstreifen entfernt worden. Das Zweigstück wurde 112 Tage nach der Verwundung abgeschnitten. Oberhalb der Wunde hatte sich ein fast zentimeterdicker sehr regelmäßiger Überwallungswulst gebildet. Unter dem Überwallungswulst war Harzfluß zu bemerken. Unterhalb der Wunde war der Überwallungswulst kleiner, der Harzfluß geringer.

Im inneren Teile des nach der Verwundung gebildeten Neuholzes lag ein einfacher Kreis von Sekretbehältern, eingebettet in eine breite Parenchymzone, deren Zellen fast reinen Parenchymcharakter besaßen und kaum zum Tracheidalparenchym gerechnet werden können. Die Zone war etwa 12 Zellen breit. Nach außen ging sie in fast normales Holz über. Doch waren die Elemente dieses Neuholzes durchweg kürzer.

Die Sekretbehälter werden schizogen angelegt und erweitern sich lysigen zu oft beträchtlichen Lücken. Sie bilden auch hier ein anastomosierendes Netz und münden in den Spalt zwischen Überwallungswulst und Altholz.

Die Rinde zeigte keine Veränderungen, selbst die Sekretbehälter waren unverändert geblieben, neue nicht angelegt.

Im Überwallungswulst des Holzes war Maserbildung zu bemerken.

Auch hier bei *Canarium* zeigte es sich, daß der Wundreiz sich viel stärker in der oberhalb der Wunde liegenden Partie bemerkbar macht als in den unterhalb derselben liegenden. Die Kanäle verschwinden früher, bleiben kleiner und ihre Zahl ist geringer, das Neuholz weicht in seinem Bau weniger vom Altholz ab, der Überwallungswulst zeigt schwächere Maserbildung.

Ein Zweigstück war durch „Anschwellen“ verwundet. Die Rinde war außen rissig und verkohlt, aber an keiner Stelle vom Aste ab-





Radialkanälen, waren also primärer Harzfluß. Die Kanäle, welche diese Tröpfchen geliefert hatten, waren durch Thyllen verschlossen, die durch Auswachsen von Sezernierungszellen zustande kommen, wie ich dies schon früher bei *Balsamea Myrrha* beschrieben habe.<sup>1)</sup>

Im Altholz tritt reichlich Thyllenbildung in den Gefäßen ein. Die Rinde zeigt keine Veränderung.

Bei kleineren Wunden wurden im Wundholze keine Sekretbehälter gebildet. Auch bei einer Schwelung, bei der die Rinde erhalten blieb, waren solche nicht zu bemerken, wohl aber Tracheidalparenchym und kurze, abnorme Holzelemente.

\* \* \*

*Toluijera Pereirae* Baillon und *T. Balsamum* L. Der anatomische Bau der Achsenorgane dieser beiden Pflanzen stimmt vollständig überein. Bei jungen Zweigen finden sich kleine schizogene Sekretbehälter in der primären Rinde. Aber schon bei einem 6 mm dicken Zweige sind dieselben gewöhnlich samt der primären Rinde durch Borkenbildung abgestoßen.<sup>2)</sup> Doch kommt es auch vor, daß sie noch bei 4 cm dicken Ästen erhalten sind. In der sekundären Rinde, im Holz und Mark fehlen die Sekretbehälter ganz. Daß der Balsam ein rein pathologisches Produkt sein muß, habe ich schon früher auf Grund chemischer und mikroskopischer Untersuchungen hervorgehoben.<sup>3)</sup>

Leider lagen von diesem Material nur Stücke vor, die verhältnismäßig kleine Wunden (Ringelung, Kerbschnitt, Kreuzschnitt) erhalten hatten. Bei keinem derselben war Bildung von Kanälen im Wundholz und dementsprechend Harzfluß zu beobachten. Keines der Stücke war geschwelt worden. Und so läßt sich leider nicht sagen, ob *Toluijera* dem Gesetze folgt. Ich zweifle übrigens nicht daran, daß auch hier die Verhältnisse ähnlich liegen werden, wenn große Wunden (ähnlich wie bei der Tolubalsamgewinnung) hergestellt oder gar kräftiges Schwelen angewandt und tiefgreifende Verletzungen (wie bei der Perubalsamgewinnung) angebracht werden. Denn bei kleinen Wunden sehen wir ja auch bei *Canarium* und *Shorea* die Kanalbildung unterbleiben.

\* \* \*

1) *Angewandte Pflanzenanatomie* pag. 481 Fig. 565.

2) *Harze und Harzbehälter* pag. 396.

3) Tschirch und Trog, Studien über den Perubalsam und seine Entstehung. *Arch. d. Ph.* 1894 pag. 93.



stomosierendes Netz, wie dies von uns auch für die übrigen Pflanzen mit Harzfluß nachgewiesen war.

Ob die Rinde sich, etwa in der Weise wie bei *Styrax Benzoin*, in späteren Stadien der Entwicklung an der Harzproduktion beteiligt, liefs sich an dem Materiale, das zu früh vom Stamme gelöst war, nicht entscheiden. Durch mechanisches Zerreißen des Rindengewebes gelangt bisweilen etwas Balsam an die Oberfläche der Rinde, Kanäle waren aber nicht zu beobachten. Doch deuten Moellers Beobachtungen an Drogenmaterial darauf, daß auch hier radial verlaufende Verbindungen der Harzkanalschicht mit der Rinde und in dieser Harzlücken vorkommen können. Dieselben treten aber offenbar erst in späteren Stadien auf.

Der Erguß des Balsams über die Wundfläche erfolgt ganz wie bei *Styrax Benzoin*. Das Kanalsystem steht mit der Spalte zwischen Überwallungswulst und Altholz in offener Kommunikation.

*Liquidambar orientalis*. Von dieser Pflanze lag nur Material der jüngeren Entwicklungsstadien vor. Die Verhältnisse lagen genau so wie bei *L. Styraciflua*, nur waren die Zellen des Neuholzes kleiner und auch die Harzkanäle zeigten einen geringeren Durchmesser.

\*       \*       \*

Somit ist nunmehr erwiesen, daß es ein einheitliches Gesetz für den Harzfluß gibt, welches sowohl für die Gymnospermen wie die Angiospermen gilt. Der primäre Harzfluß ist scharf von dem sekundären, dem eigentlichen Harzfluß, zu trennen. Er ist nie ergiebig und erfolgt stets unmittelbar nach der Verletzung. Er stellt den Harzaustritt aus den normalen Kanälen dar, die bei jeder Verletzung, die ihre Wand trifft, ihren Inhalt ausfließen lassen. Nur verhältnismäßig wenige Harzsekrete sind Produkte des primären Harzflusses, z. B. Mastix, Sandarak, Straßburger Terpentin. Er wird stets ganz unterbleiben bei Pflanzen, die keine Sekretbehälter enthalten, z. B. *Styrax Benzoin*, und bei den anderen abhängig sein von der Zahl der vorhandenen und der durch den Schnitt getroffenen Kanäle, sowie auch von ihrem Durchmesser und ihrer Länge. Viel ergiebiger ist der sekundäre Harzfluß. Für diesen allein muß das Wort Harzfluß reserviert werden, denn nur hier handelt es sich um einen „Fluß“, um ein andauerndes Fließen. Er setzt erst einige Zeit nach der Verletzung ein und ist in seiner Ergiebigkeit im allgemeinen abhängig von der Größe



Er stellt eine Form des Wundverschlusses dar. Ebenso ist der Vergleich des Wundbalsams mit dem Eiter zutreffend. Wie denn überhaupt auch die Art der Wundheilung bei Tieren und Pflanzen manches Übereinstimmende zeigt.

\*       \*       \*

Zum Schlusse noch einige Worte über die Stammpflanzen einiger der behandelten Harzprodukte. Wir begegnen hier drei Paaren.

1. Die Stammpflanze der Siambenzoe, angeblich *Styrax Benzoin* Dr. oder eine verwandte Art.

Die Stammpflanze der Sumatrabenzoe, sicher *Styrax Benzoin* Dr.

2. Die Stammpflanze des Perubalsams, *Toluifera Pereirae* Klotzsch (Baillon).

Die Stammpflanze des Tolubalsams, *T. Balsamum* L.

3. Die Stammpflanze des orientalischen *Styrax*, *Liquidambar orientalis* Miller.

Die Stammpflanze der amerikanischen Sweet gum., *L. styraciflua* L.

Durchmustert man die Literatur, so findet man, daß die Unterscheidung der beiden zu einem Paare gehörigen Pflanzen auf ziemlich schwachen Füßen steht<sup>1)</sup> und daß einige Autoren sie zusammenziehen. Als Hauptgrund für die Trennung der Arten wird stets die Verschiedenheit der Harzprodukte angegeben. Ich habe nun in letzter Zeit sehr einläßliche Untersuchungen über diese Harzprodukte angestellt und gefunden, daß diese Verschiedenheit eine geringe ist. Am

---

1) So bemerkt Schumann in Berg-Schmidts Atlas der offizinellen Pflanzen: „Nach einem äußeren Merkmale ist der orientalische Storaxbaum von dem amerikanischen (*Liquidambar styraciflua*) zuweilen nur sehr schwer zu unterscheiden“, und über den Peru- und Tolubalsambaum: „Wenn es auch keine Schwierigkeiten macht, den Peru- und Tolubalsambaum zu unterscheiden nach den typischen Exemplaren — —, so wird es in gewissen Fällen keineswegs leicht sein, ein Urteil über getrocknete Exemplare abzugeben. Baillon hat deswegen auch beide Arten vereinigt, indem er *Toluifera Pereirae* als Varietät des Tolubalsambaumes betrachtet.“ „Die Verschiedenheit der Balsame spricht doch auch sehr stark für die Wahrung der spezifischen Differenz. Sollte sich indes herausstellen, daß das Produkt seine andere Natur nur der Verschiedenheit in der Gewinnung verdankt, so wird der Gedanke an eine Verbindung beider Arten mehr Gewicht erhalten.“ Die Stammpflanze der Siambenzoe ist nach Erkundigungen, die ich in Siam einzog (bei dem Direktor des siam. Museums in Bangkok, Dr. Haase), *Styrax Benzoin* Dryand. Die Sumatrabenzoe wird, wie ich in Indien feststellte, sicher von *Styrax Benzoin* gesammelt.

größten ist sie bei der Siam- und Sumatrabenzoe<sup>1)</sup>, von denen die erstere nur Benzoesäure, die zweite neben Benzoesäure auch Zimmtsäure produziert; auch die Tannole weichen voneinander ab und einige der aromatischen Ester der Sumatrabenzoe fehlen der Siambenzoe oder sind in geringerer Menge darin enthalten. Viel größer ist schon die Übereinstimmung zwischen dem orientalischen Styrax und dem Sweet gum.<sup>2)</sup>, die nur im Resinol etwas differieren, und zwischen Tolu- und Perubalsam<sup>3)</sup> besteht überhaupt, was die Bestandteile betrifft, mit einziger Ausnahme des Tannols gar kein Unterschied, nur die relativen Mengenverhältnisse differieren. Aber selbst wenn die Harzprodukte viel stärker differierten, scheint mir darin noch kein Grund zu liegen die Pflanzen deshalb botanisch zu trennen.

Ich glaube man hat einer im Pflanzenreiche vielleicht weitverbreiteten Erscheinung bisher nicht die genügende Aufmerksamkeit gewidmet. Ich meine den Begriff der physiologischen Varietät. Dafs *Cannabis indica* im botanischen Sinne nicht spezifisch verschieden ist von *Cannabis sativa* ist eine ausgemachte Sache, und doch liefern sie beide chemisch verschiedene Produkte. Sollte nun nicht das Gleiche auch bei den oben erwähnten Pflanzen der Fall sein?

Ich stelle die Frage zur Diskussion, ob nicht der Baum der Siambenzoe nur eine physiologische Varietät des Baumes ist, der die Sumatrabenzoe liefert, der Perubalsambaum nur eine physiologische Varietät des Tolubalsambaumes und *Liquidambar styraciflua* nur eine solche von *L. orientalis*.

Gewisse Differenzen in den Harzprodukten mögen übrigens auch auf die verschiedene Art der Gewinnung zurückzuführen sein, denn es ist natürlich nicht gleichgültig ob ein Baum stark oder schwach verwundet, ob er nur durch Einschnitte verletzt (Tolubalsambaum) oder geklopft und geschwelt wird (Perubalsambaum). Ob chemische Unterschiede zwischen den nach verschiedener Methode von der gleichen Art gewonnenen Harzprodukten wirklich bestehen, werde ich durch Versuche zu ermitteln suchen.

1) Tschirch und Ludy, Studien über die Sumatrabenzoe, Arch. d. Ph. 1893 pag. 43, und Studien über die Siambenzoe, ebenda pag. 461.

2) Tschirch und van Itallie, Über den orientalischen Styrax, Arch. d. Pharm. 1901 pag. 506, und Über den amerikanischen Styrax, ebenda pag. 532.

3) Tschirch und Trog, Studien über den Perubalsam und seine Entstehung. Arch. d. Pharm. 1894 pag. 70. — Tschirch und Oberländer, Über den Tolubalsam. Arch. d. Pharm. 1894 pag. 559.





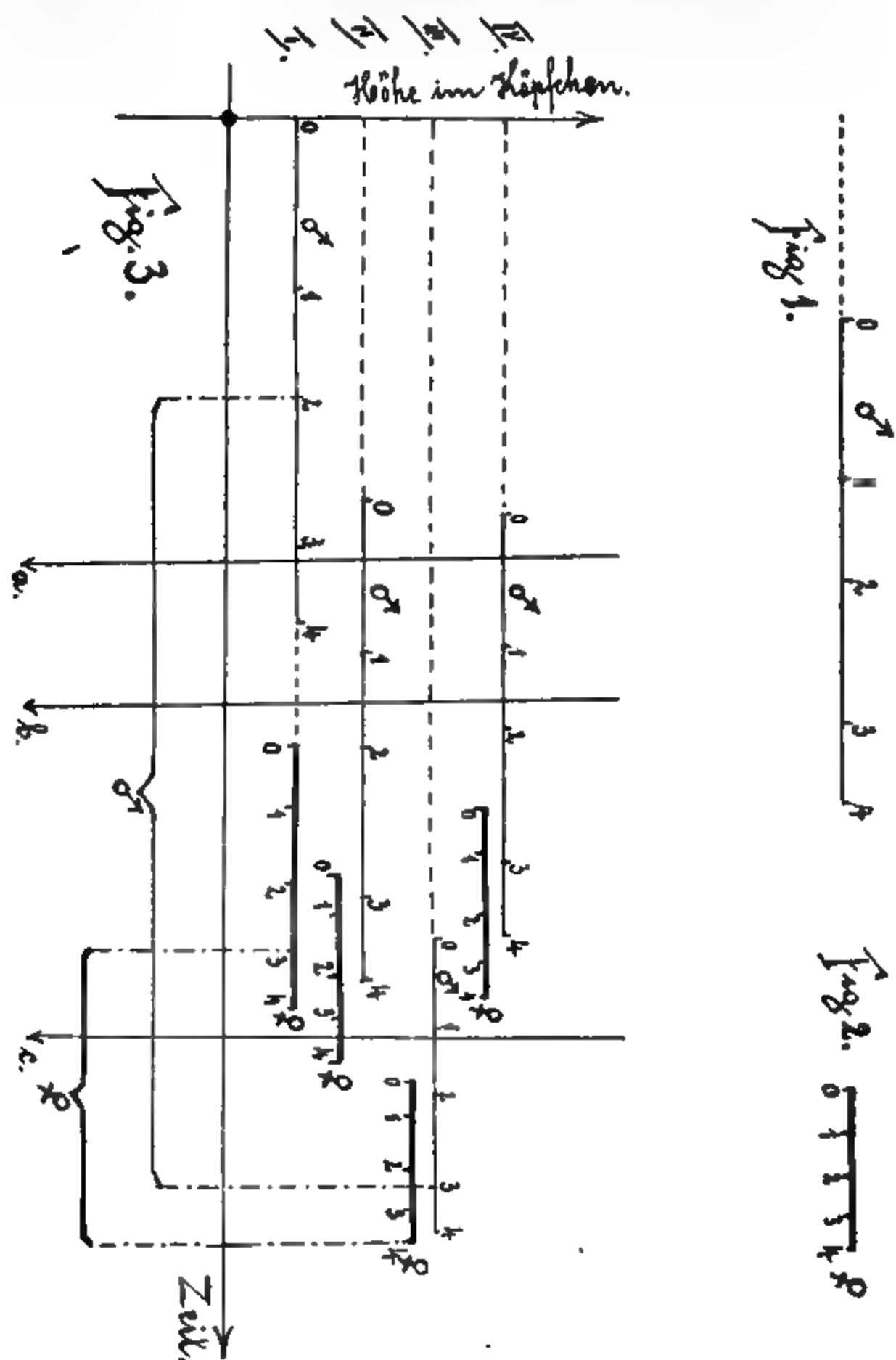








Eine ähnliche Bedeutung haben auch die Punkte der stark ausgezogen, die weiblichen Stadien darstellenden Striche in Fig. 2. Hier

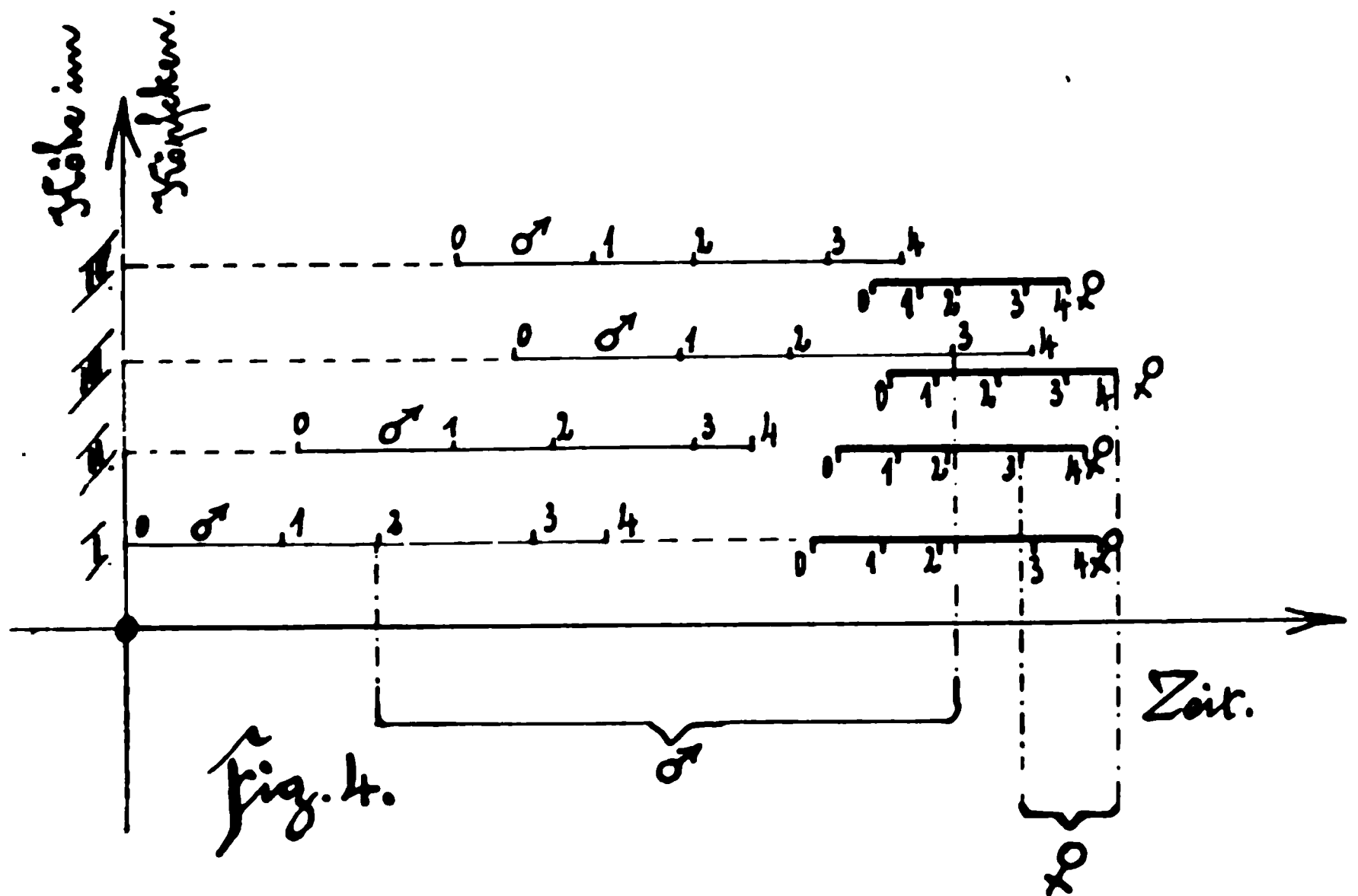


bedeutet: 0 den Beginn der Streckung des Griffels,





achtungen auf der Fürstentalp „neben Stöcken mit zwittrigen Blüten in geringer Anzahl auch solche mit rein weiblichen Blüten. Die Köpfchen dieser Stöcke sind viel kleiner, die Randblüten weniger strahlig, die Staubgefäße aller Blüten verkümmert. Seltener finden sich zwittrige Köpfchen mit Übergangsstadien zur weiblichen Blüte, indem nur in einzelnen Blüten die Staubgefäße verkümmert sind.“ Rein weibliche Köpfchen konnte ich am gleichen Orte keine finden, dagegen ziemlich häufig derartige Übergangsformen: Köpfchen, deren Randblüten weiblich, die übrigen dagegen zwittrig waren; dann solche, bei denen die Zonen I und II und seltener auch solche, wo die Zonen I, II und IV weiblich und die übrigen Zonen noch zwittrig waren. Wir sehen hier zugleich, daß dieses Verkümmern der Sexualorgane dieselbe Reihenfolge einhält, wie die übrigen zeitlichen Vorgänge.



Geitonogamie im Köpfchen, die von A. Schulz angegeben wird, habe ich nicht beobachten können.

Einige an Abhängen wachsende Köpfchen mit schief stehenden Stielen kamen auf der nach oben gewendeten Hälfte viel früher zur Entwicklung.

Zum Vergleich gebe ich hier (Fig. 4) noch ein auf ähnliche Weise an Herbarmaterial verschiedener Herkunft konstruiertes Schema der





**1) Befruchtung pag. 369.**

„Jedes Köpfchen blüht vom Rande nach der Mitte hin auf und entwickelt auch in dieser Reihenfolge seine Staubgefäße; doch die Streckung der Griffel und die Entwicklung der Narben beginnt erst, nachdem alle Staubgefäße des Köpfchens ihre Entwicklung vollendet haben, dann aber in allen Blüten ziemlich gleichzeitig. Da hiernach das ganze Köpfchen erst männlich, später rein weiblich ist, so findet bei eintretendem Insektenbesuch nicht bloß Fremdbestäubung, sondern sogar Kreuzung getrennter Köpfchen statt.“ — Diese Schilderung trifft allerdings auch für die größere Anzahl der von mir untersuchten Pflanzen zu. Ich habe dieses Verhalten auf die bei *Scabiosa lucida* Vill. erklärte Weise schematisch dargestellt (Fig. 5), wobei

die Randblüten . . . . .	die Zone I
die Kreise 2—5 . . . . .	II
„ „ 6 und 7 . . . . .	III
und die 1—2 innersten Kreise . . . . .	IV

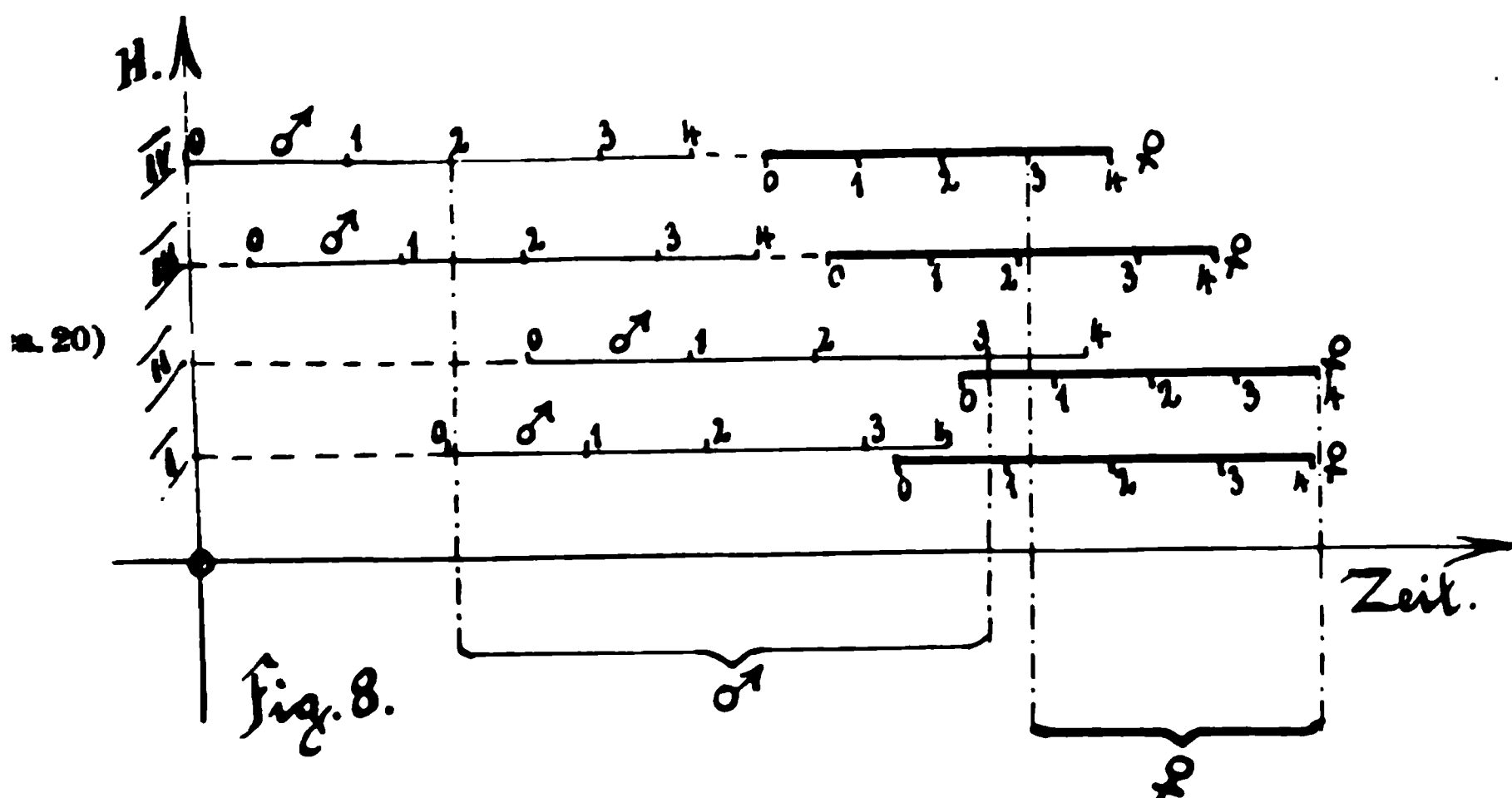
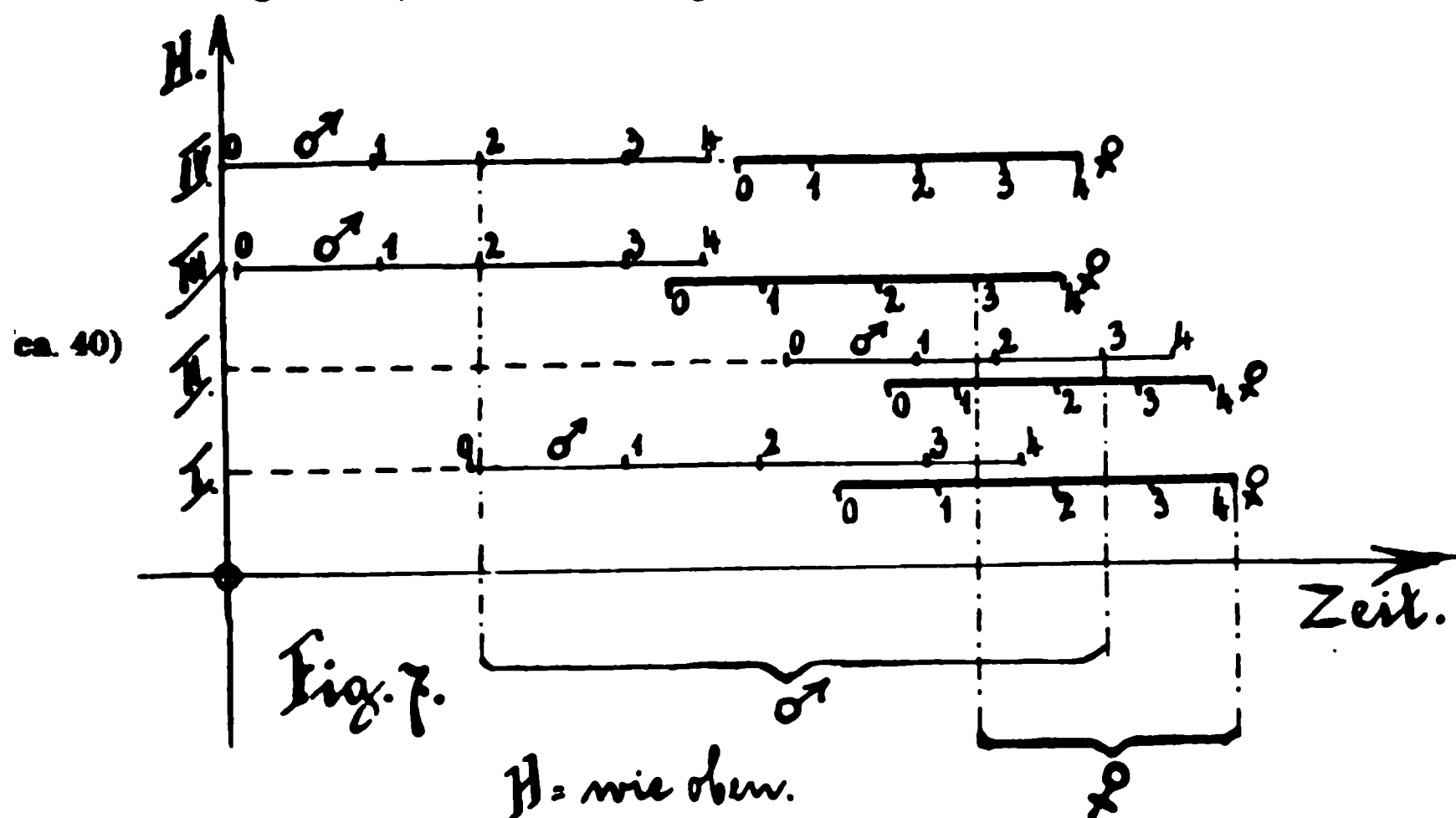
darstellen.

Aus den unter der Figur angebrachten, mit ♂ und ♀ bezeichneten Klammern geht die oben geschilderte Dauer der männlichen und weiblichen Stadien des ganzen Köpfchens hervor.



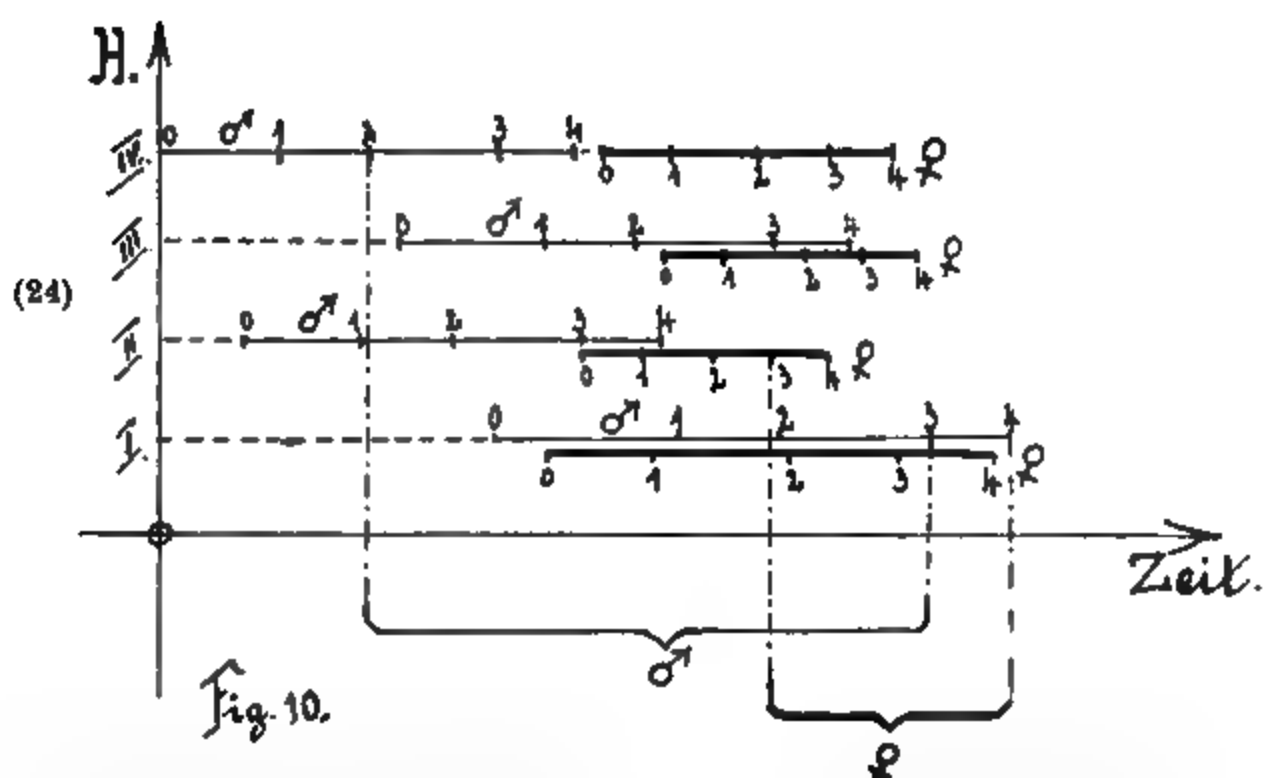
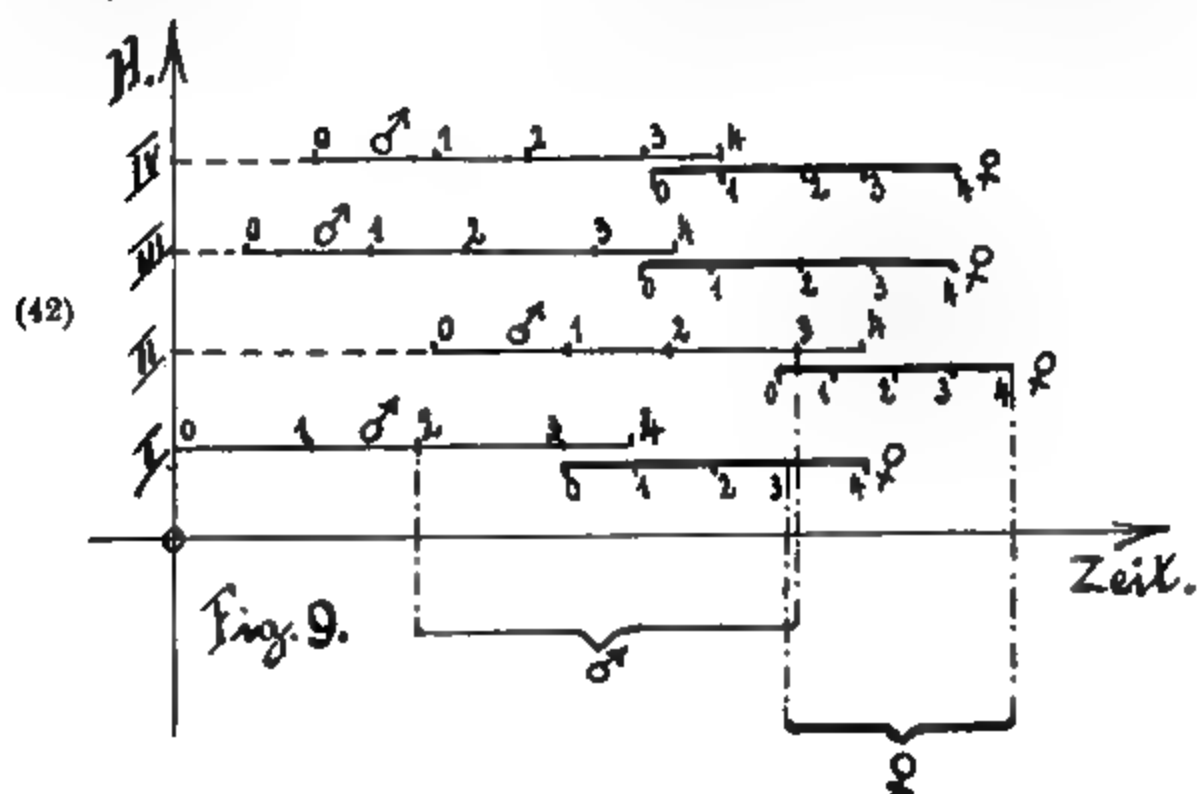
Eine ebenfalls noch recht beträchtliche Anzahl (20—30 %) von Blütenköpfchen von *Knautia arvensis* L. verhält sich aber anders. Wir sehen hier z. B. oft die unmittelbar auf die Randzone folgenden Blüten (Kreis 2), welche durch die bereits geöffneten Randblüten sehr eingengt werden, zeitlich zurückbleiben. Dasselbe geschieht oft

*Scabiosa lucida* Vill. die Regel ist, resultirt. In einigen Köpfchen fand ich sogar die innersten Blüten zuerst geöffnet. In allen diesen Fällen ist nun auch nicht mehr das ganze Köpfchen einmal rein männlich und nachher ganz weiblich. — Diese Abweichungen von der gewöhnlichen centripetalen Aufblühungsart, die erst bei genauer Untersuchung zahlreicher Köpfchen auffallen, sind in den Schemata der Fig. 6, 7, 8 und 9 dargestellt.



Diese Darstellungen beziehen sich auf Beobachtungen, die ich in den Wiesen beim „Sonnenberg“ (Zürich) machte, während die Schemata in Fig. 10, 11 und 12 auf Grund von Untersuchungen in der Wiese vor dem Anatomiegebäude in Zürich konstruiert

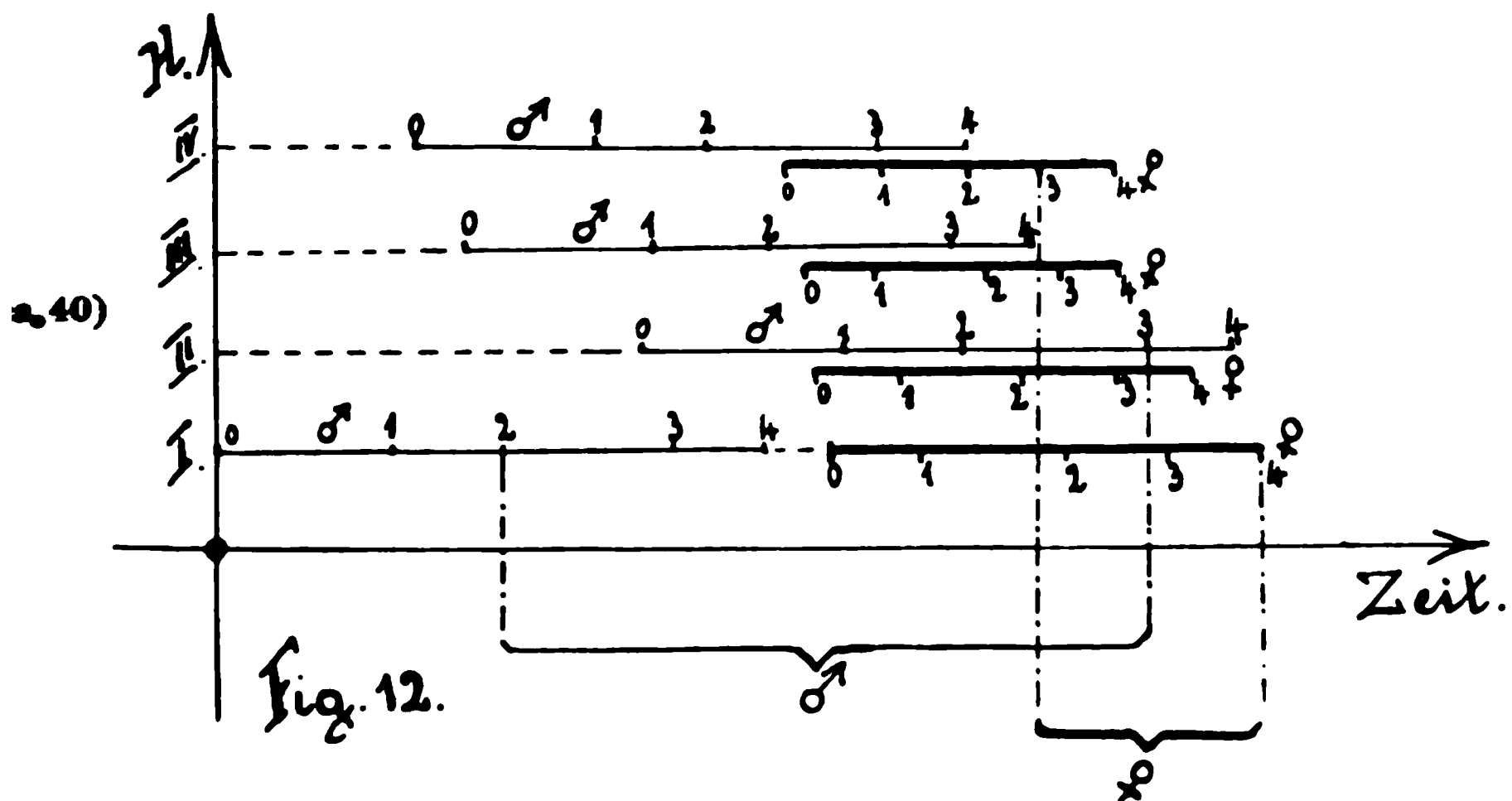
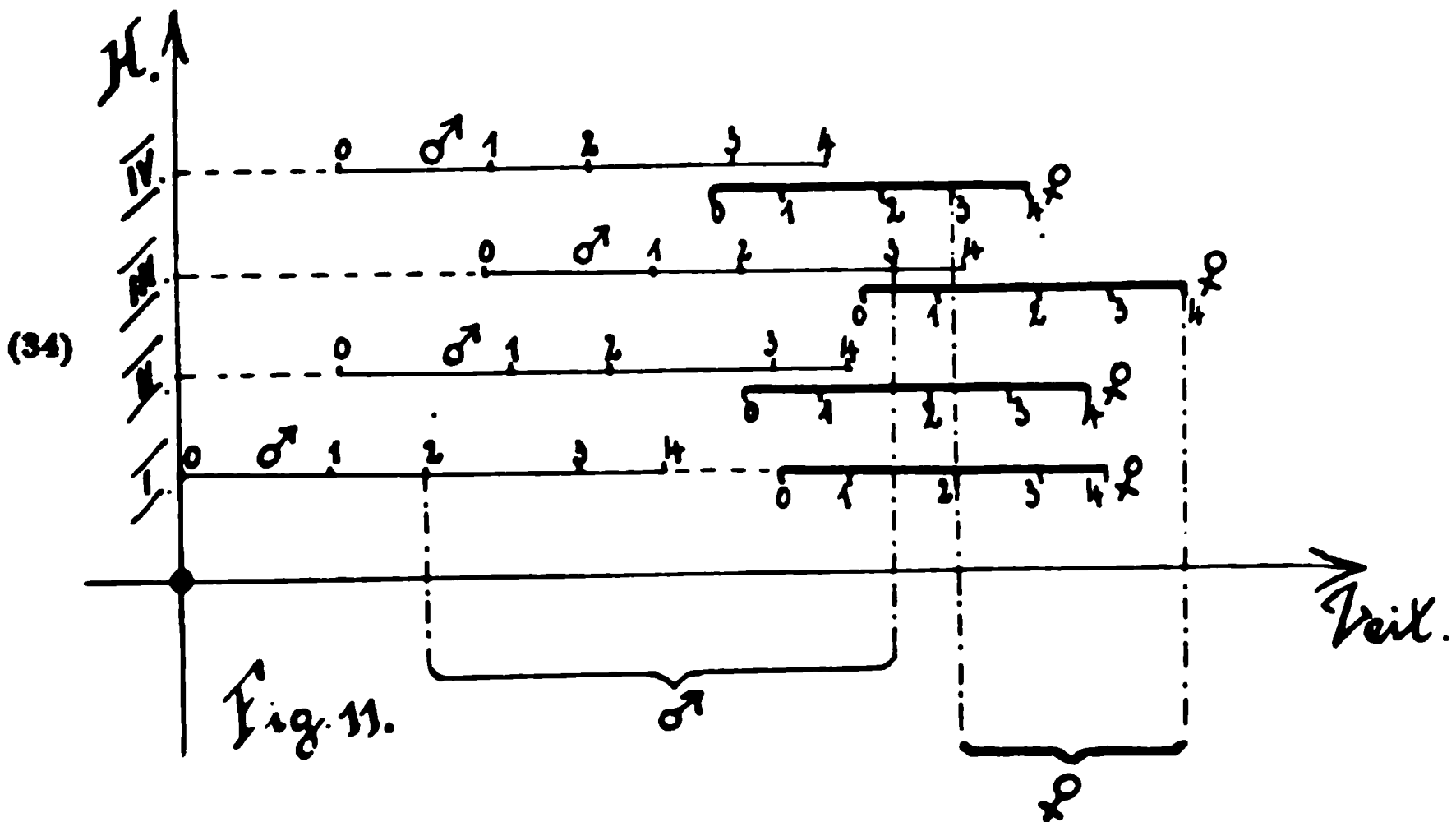
wurden. (Die jeder Darstellung beigesetzte Zahl gibt die Anzahl von Blütenköpfchen an, bei denen das betreffende Verhalten konstatiert wurde.)



Das oben geschilderte, schon von H. Müller beschriebene normale Verhalten der Blütenköpfe habe ich bei diesen Exemplaren gar nie vorgefunden. Ich war natürlich genötigt, oft einige Fälle in diese Darstellungen hinein zu pressen, andere aber wegzulassen, da nicht die Schemata aller Übergänge wiedergegeben werden konnten.

Alle gezeichneten Schemata lehren uns, daß Aufblühungsfolge

rungen erleiden. Vergleichen wir diese graphischen Darstellungen mit den später für andere Arten aufgestellten, so sehen wir, daß zwischen jenen ebenso große Unterschiede bestehen, als zwischen den Schemata ganz verschiedener Arten. Eine so enorme Variabilität in den zeitlichen Vorgängen im Köpfchen habe ich bis jetzt bei keiner andern *Dipsaceae* wieder gefunden.

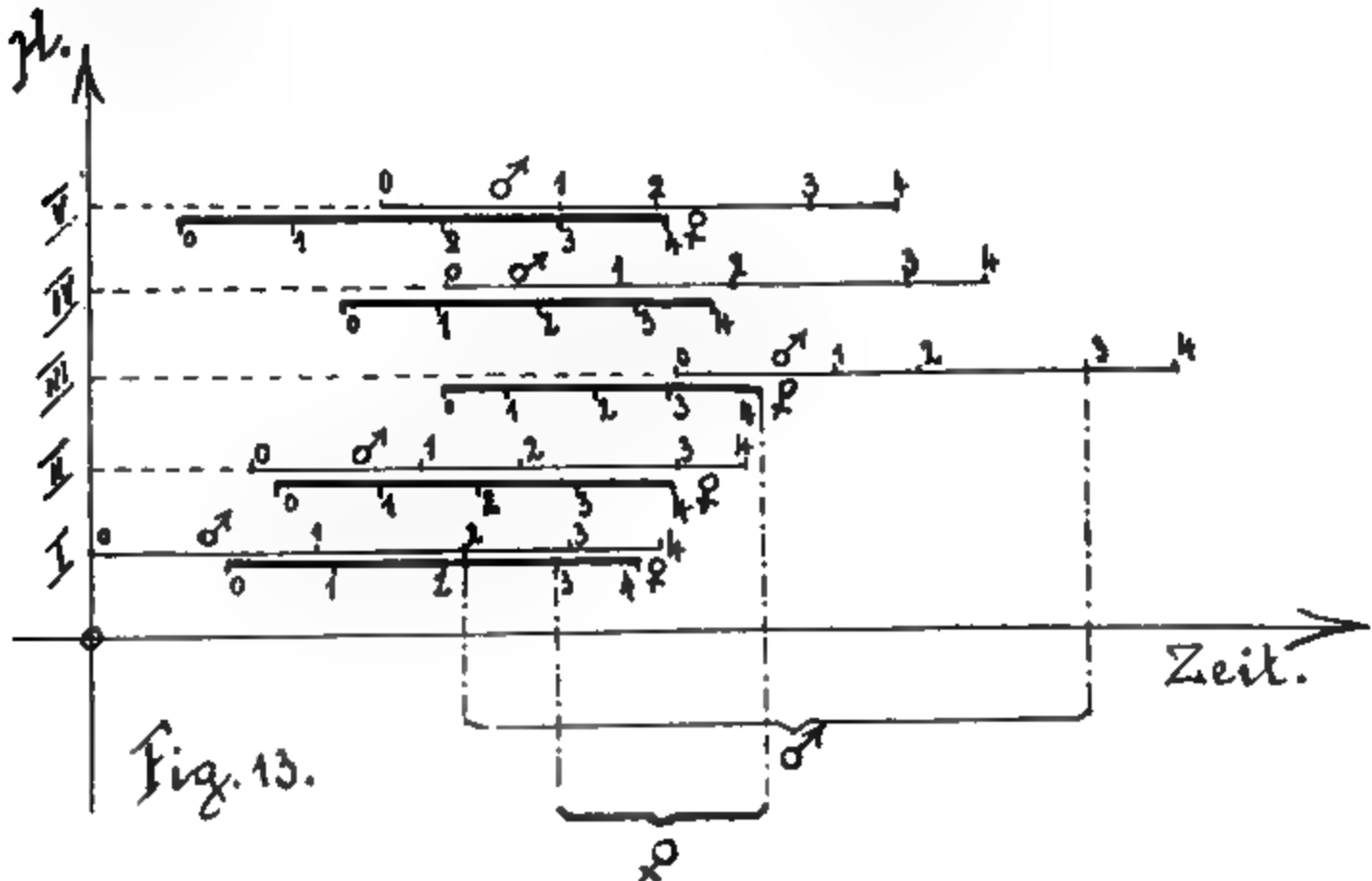


Wir ersehen aus den graphischen Darstellungen ferner, daß bei den abnormen Köpfchen auch der Grad der Dichogamie der Einzelblüten von der ausgeprägtesten Form bis zum Verschwinden variiert.

Die Länge der Kelchborsten beträgt  $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$  von der Länge der Krone<sup>1)</sup>; Spreublätter fehlen.

4. *Knautia silvatica*, Duby. (*Scabiosa silvatica* L., *Trichea silvatica* Schrad.)

Ich untersuchte diese Art, über welche nur eine kurze blütenbiologische Notiz von Kirchner<sup>2)</sup> vorliegt, anfangs Juli 1901 im botanischen Garten in Zürich und im August 1901 in der Umgebung des grossen St. Bernhard (Wallis).



Am letztgenannten Orte fand ich nur zwittrige, im botanischen Garten dagegen rein weibliche und rein zwittrige Köpfchen. Die ersteren waren ebenso gross wie die zwittrigen. Jedes Köpfchen ist von 14—17 in zwei Reihen stehenden Hüllblättern umgeben. Die Kelchborsten sind meist nicht so lang wie die Krone, aber länger als bei der vorigen Art.

Die Einzelblüten verhalten sich, wie auch Kirchner angibt, morphologisch und biologisch ganz ähnlich wie diejenigen von *K. arvensis* Coult. Sie sind ohne Ausnahme nach der Vierzahl gebaut. Die Krone ist ziemlich weit trichterig, nicht engröhrig. Der Griffel

1) Vergl. die Figuren in Knuth, Handbuch Bd. II, Teil 1 pag. 558. — H. Müller, Befr. pag. 368.

ragt weit aus der Öffnung der Krone heraus. Die Narbe ist groß und rund. Die Länge der gestreckten Randblüten der weiblichen Köpfchen beträgt 9—10, diejenige der Randblüten der zwittrigen Köpfchen dagegen 13—14 mm. Die Blütchen der inneren Kreise nehmen in den beiderlei Köpfchen von aussen nach innen regelmässig und langsam an Länge ab, so haben die Blüten des zweiten Kreises bei den beiderlei Köpfchen noch eine Länge von 8—9, diejenigen der centralen Blütchen noch eine solche von 6—7 mm. Die weiblichen Köpfe unterscheiden sich also von den zwittrigen dadurch, daß ihre Randblüten morphologisch nicht so stark von den inneren Blüten abweichen, d. h. daß der Habitus des ganzen Köpfchens weit weniger strahlig ist. Die Randblüten der weiblichen Köpfe weichen aber auch in ihrem zeitlichen Verhalten nicht so stark von den andern Blütchen ab, d. h., sie öffnen sich nicht so lange vor den übrigen Blütenkreisen, wie dies in den zwittrigen Köpfchen der Fall ist.

Für das zeitliche Verhalten des Köpfchens gilt das Schema der Fig. 13.

Demselben wurde folgende Zoneneinteilung des Köpfchens zugrunde gelegt:

Die 1. Reihe (Randblüten)	wird bezeichnet als Zone	I
„ 2. (und 3.) Reihe	„ „ „ „	II
„ 3. (oder 4.) „	„ „ „ „	III
„ 5. (oder 4.) „	„ „ „ „	IV
„ 2 innersten	werden „ „ „	V

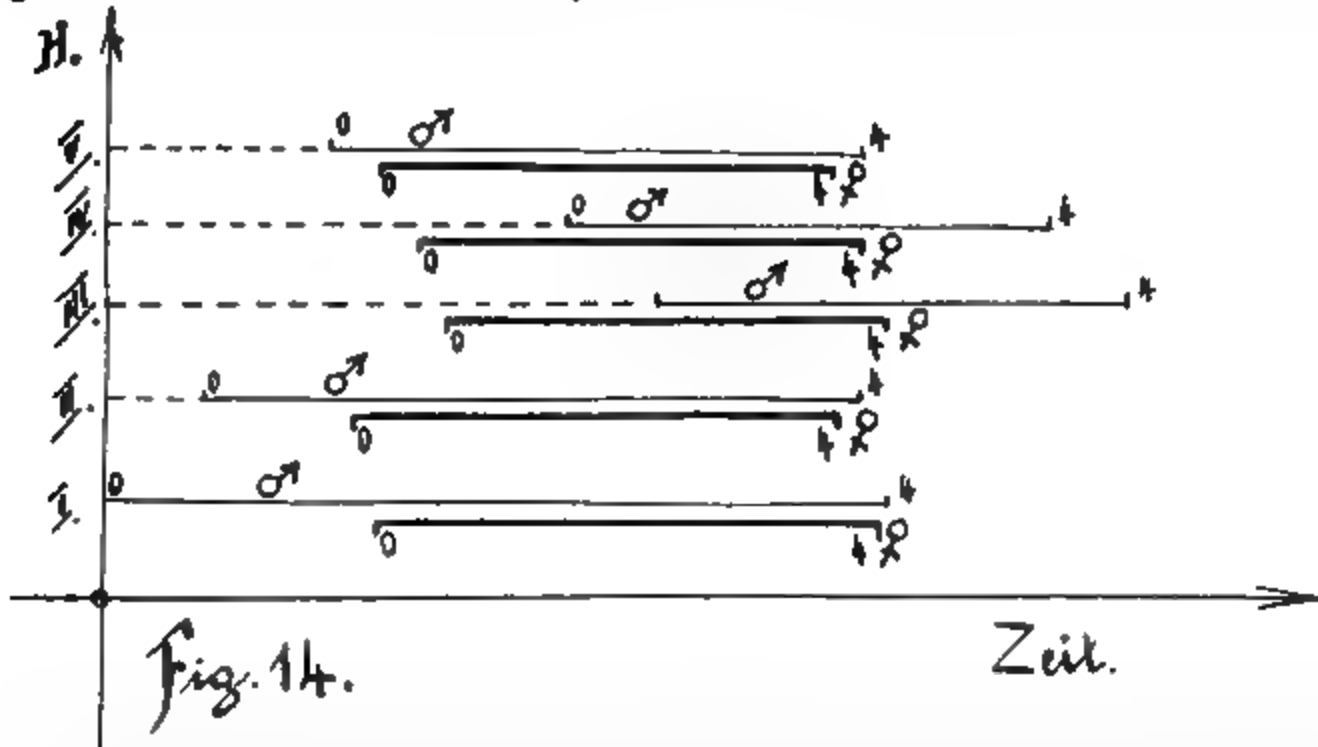
Hiernach sind also im selben Köpfchen stark protogyne (Zone III, IV und V), schwach protrandrische (die Randblüten) und ganz homogame Blüten (Zone II) vereinigt. Aus dem Centrum des Köpfchens, wo doch nicht einmal die am stärksten protogynen Blütchen stehen, habe ich Exemplare gezeichnet, deren Narbenkopf schon ziemlich weit aus der noch schwach zygomorph gebauten Krone herausragte, während die Staubfäden sich noch in der gekrümmten Knospenstellung befanden und die grossen Antheren noch weit unten im Krontrichter zurückhielten.

Wie wir aus der Figur sehen, beginnt das Aufblühen in der Randzone und gleich nachher in der Mitte des Köpfchens. Von der Mitte aus schreitet nun die Aufblühungswelle nach aussen weiter, (wenn wir nämlich von dem zweiten Blütenkreis absehen, der gewöhnlich, aber durchaus nicht immer, sofort nach dem ersten aufblüht und also eigentlich noch zur Zone I zu rechnen ist) ohne daß dieser centrifugalen Welle eine centripetale von aussen her entgegenkommt,



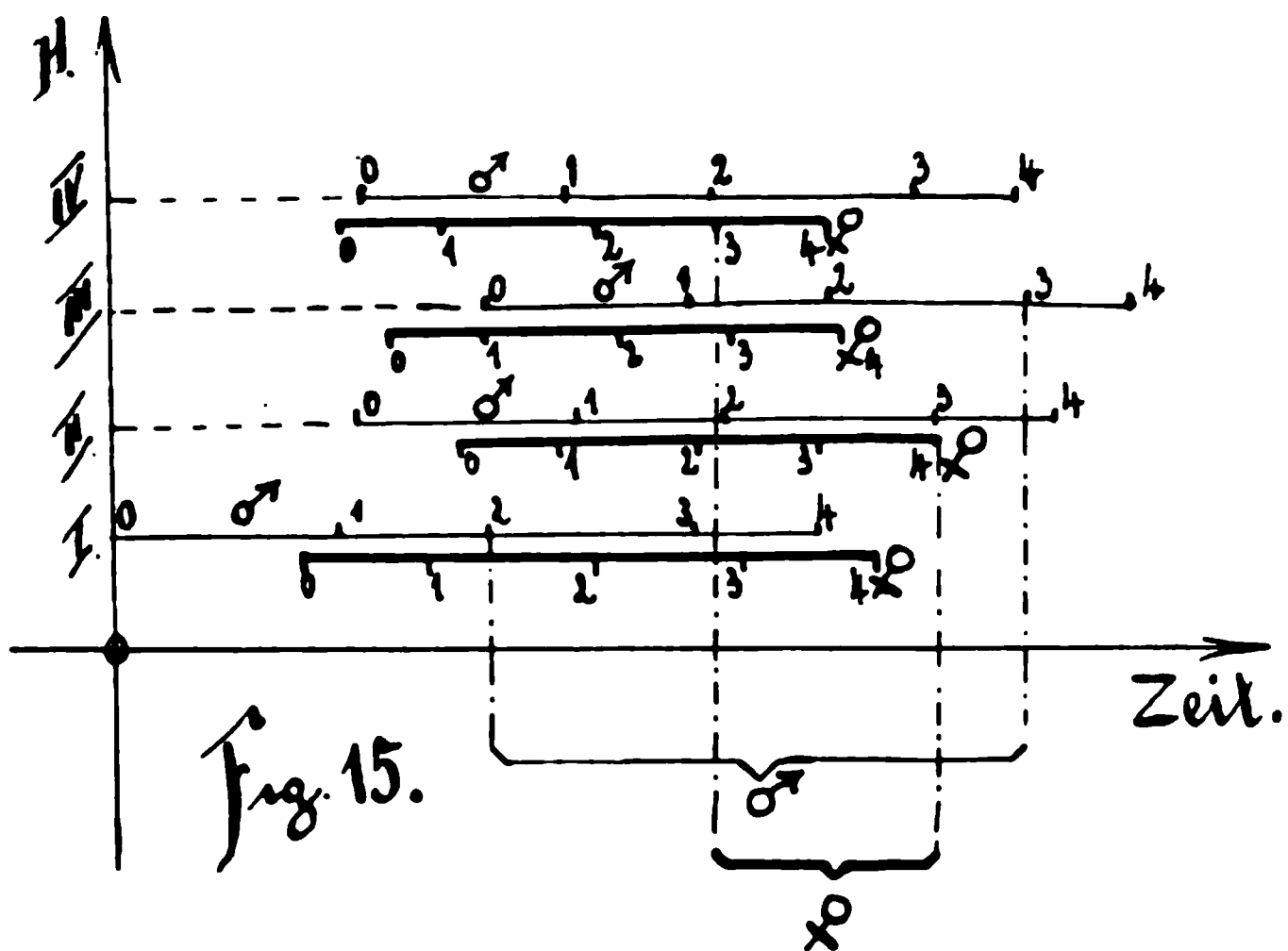
wie bei manchen anderen *Dipsacaceen*köpfchen (*Scabiosa atropurpurea* L., *Cephalaria tatarica* Schrad.). So besteht die 3. resp. 4. Reihe (Zone III) noch aus Knospen, wenn die centralen Blüten (Zone V) schon auf dem Höhepunkt ihrer Anthese stehen und die Randblüten bereits zu verwelken beginnen.

Aus der oben gegebenen graphischen Darstellung ist auch zu entnehmen, daß die weiblichen Stadien von allen Einzelblüten des Köpfchens ziemlich gleichzeitig durchlaufen werden (die Zeit, die dazu erforderlich ist, ist wie in den früheren Figuren mit ♀ bezeichnet), während die männlichen Zustände über einen viel größeren Zeitraum (♂) verteilt sind. In dem 1. Blütenkreis (Randblüten) herrscht eine ziemlich große Variabilität: in einzelnen Köpfchen sind diese Blüten schwach protandrisch, in anderen homogam, selten sogar schwach protogyn; immer blühen sie jedoch um die gleiche im Schema dargestellte Zeitdauer früher auf, als die Blüthen des 2. Kreises.



Aus der Figur können wir ferner noch entnehmen, daß nicht etwa, wie man nach den Beschreibungen der bisher betrachteten Arten glauben möchte, der Grad der Dichogamie der Blütenkreise direkt abhängig ist von der Zeit ihres Aufblühens; denn in diesem Fall müßte nur die am spätesten aufblühende Zone III stark von der Homogamie resp. Protandrie der Randzone abweichen, nicht aber auch die sich bald nach den Randblüten öffnende Mitte des Köpfchens (Zone V). Wenn ein solcher direkter Zusammenhang zwischen dem Grad der Dichogamie und der Zeit des Aufblühens der verschiedenen Kreise des Köpfchens bestände, so würde das Schema von

Folgende Beobachtung, die ich im botanischen Garten in Zürich machte, zeigt noch deutlicher, daß wirklich kein direkter Zusammenhang zwischen jenen beiden Erscheinungen besteht. Ich sah nämlich am genannten Ort einige wenige Köpfchen, an denen schon die Blüten des 2. Kreises zeitlich so stark zurückblieben, wie an den soeben beschriebenen Köpfchen die Blüten des 3. und 4. Kreises. Dennoch waren aber jene nicht etwa stark protogyn, sondern vollständig homogam, gerade wie in den zuerst beschriebenen Köpfchen mit der gewöhnlich vorkommenden Art des Aufblühens. Für diese seltenen Köpfchen gilt also etwa die folgende graphische Darstellung (Fig. 15). (Diese nur nach den wenigen vorhandenen Exemplaren und direkt an Ort und Stelle konstruierte Figur kann keinen Anspruch auf grofse Genauigkeit machen.)



1. Kreis . . . . .	Zone I
2. (u. 3.) Kreis . . . . .	„ II
3. (u. 4.) „ . . . . .	„ III
(4.) 5., 6., 7. Kreis . . . . .	„ IV

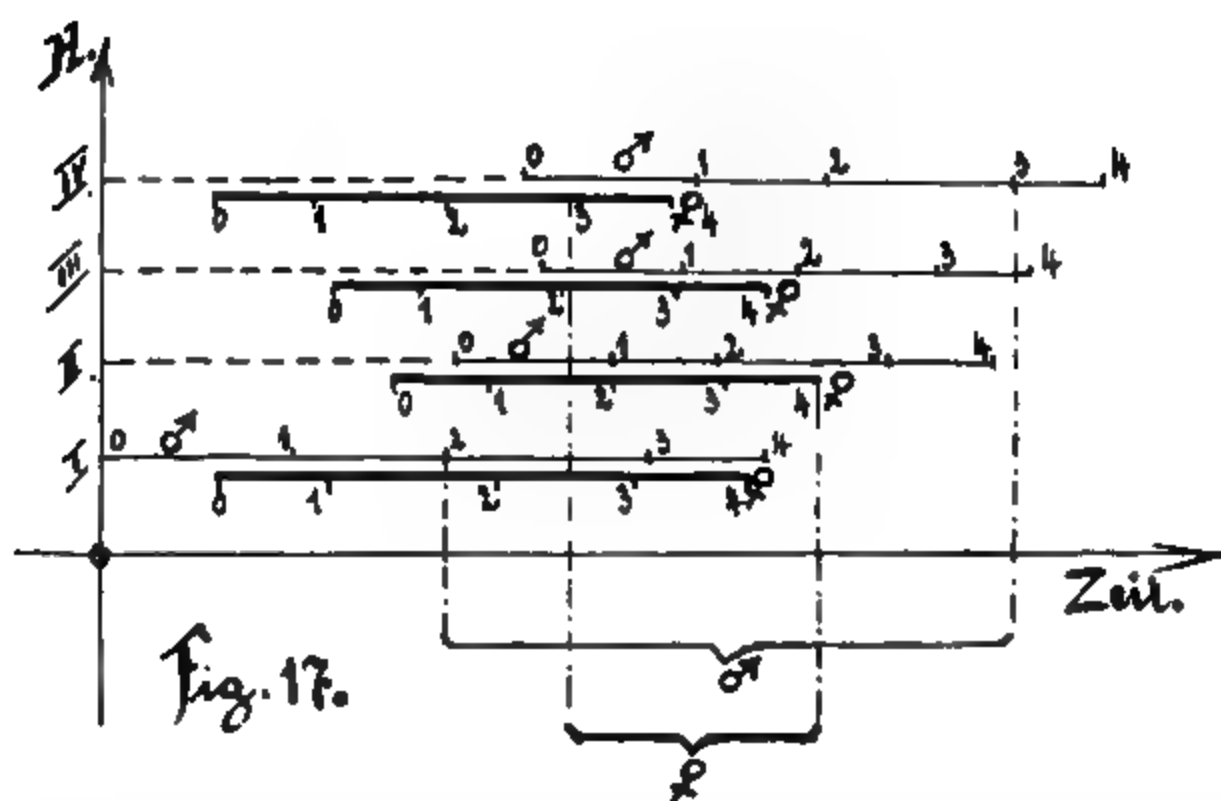
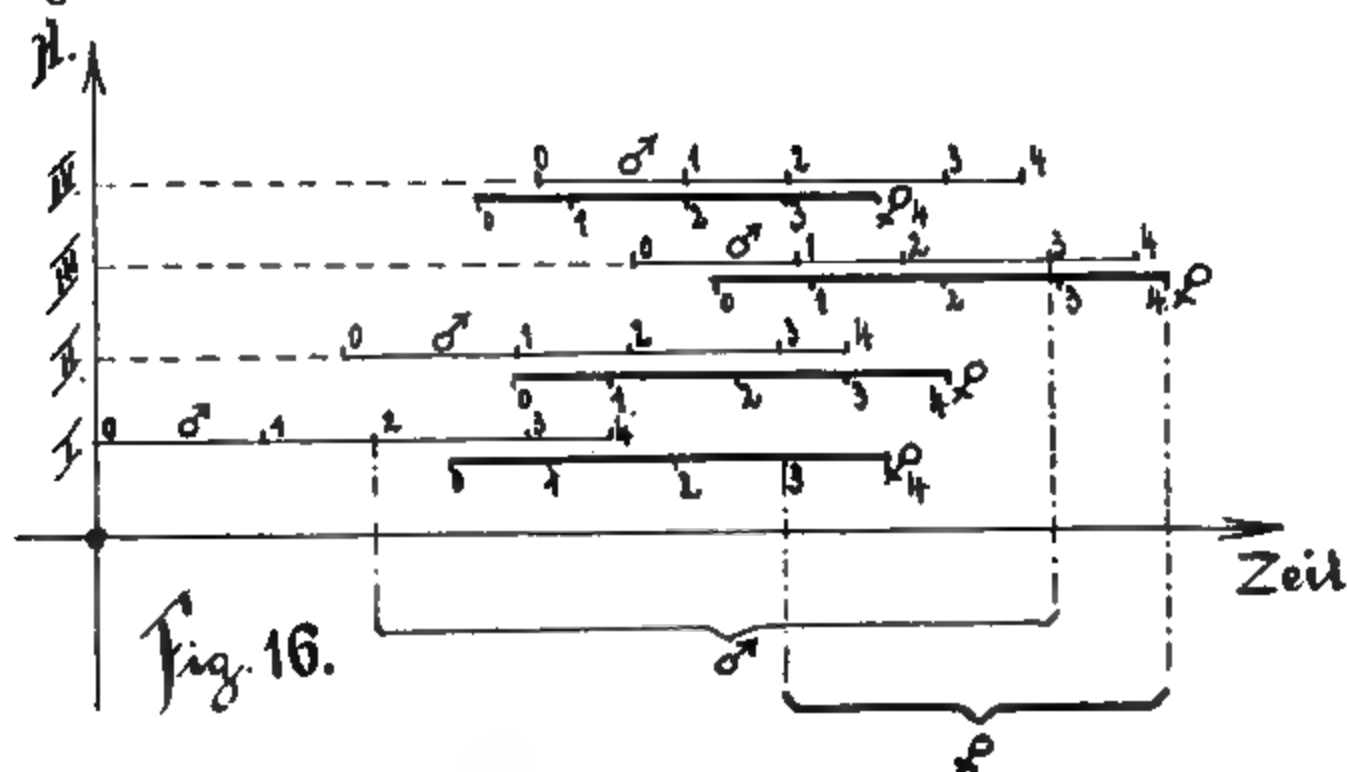
In der Umgebung des grossen St. Bernhard fand ich einzelne, gewöhnlich etwas dunkler gefärbte Blütenköpfe, welche wieder ein anderes Verhalten zeigten (Fig. 16).

Dieselbe Zoneneinteilung wie bei dem vorausgehenden Schema.

Diese Beobachtung spricht natürlich noch mehr gegen einen direkten Zusammenhang zwischen der Zeit des Aufblühens der einzelnen Zonen und dem Grad der Dichogamie.

Am zuletzt genannten Orte beobachtete ich außerdem noch Köpfe mit der in Fig. 17 dargestellten Aufblühungsweise. (Zoneneinteilung wie in den beiden letzten Darstellungen.)

Die protogynen Blüten der Zone IV weisen also in dieser Figur sogar ein starkes neutrales Zwischenstadium auf.



In zahlreichen Köpfchen aus dem botanischen Garten in Zürich beobachtete ich einzelne zwischen die anderen eingeeengte rudimentäre Blüthen. Dieselben fanden sich in den verschiedensten Teilen des Köpfchens, aber immer nur einzeln, fast nie zu mehreren

5. *Scabiosa (Knautia) graminifolia* L.

Ich untersuchte die Blütenköpfe dieser blütenbiologisch noch nicht beschriebenen Art im Juli 1901 im botanischen Garten und im Garten des Herrn Froebel in Zürich.

Die lila gefärbten Köpfchen bestehen aus ca. 6 Reihen von einzelnen Blüten und werden von ca. 10 in einer Reihe stehenden behaarten Hüllblättern umrahmt, weche nach innen ganz allmählich in die ihnen sehr ähnlichen, nur etwas kürzeren Spreublätter übergehen. Der Durchmesser eines Blütenkopfes beträgt 35—50 mm, die Zahl der Randblüten 8—11. Über die Gröfsenverhältnisse der einzelnen Blüten geben die folgenden Zahlen Aufschluss:

	Länge der in eine Richtung ausgestreckten Krone in mm	Länge der Kronröhre in mm	Unterschied zwischen dem längsten und dem kürzesten Kronzipfel in mm	Weite des Blüteneingangs in mm	Länge der Kelchborsten in mm
1. Reihe Randblüten }	19	6—7	10—11	2	2—3
2. Reihe . .	10		2	2—3	3
Innerste Blüten }	8—9		1—2	3	5—6

Hier, wie auch bei den Angaben aller andern Beschreibungen beziehen sich sämtliche Längenzahlen auf die Blütchen ohne den Fruchtknoten.

Wie aus diesen Zahlen hervorgeht, unterscheiden sich die zygomorphen, stark strahlig gebauten Randblüten in ihren Dimensionen sehr stark von allen andern. Auch zeitlich verhalten sie sich, wie wir sogleich sehen werden, sehr verschieden von allen übrigen Blütchen des Köpfchens.

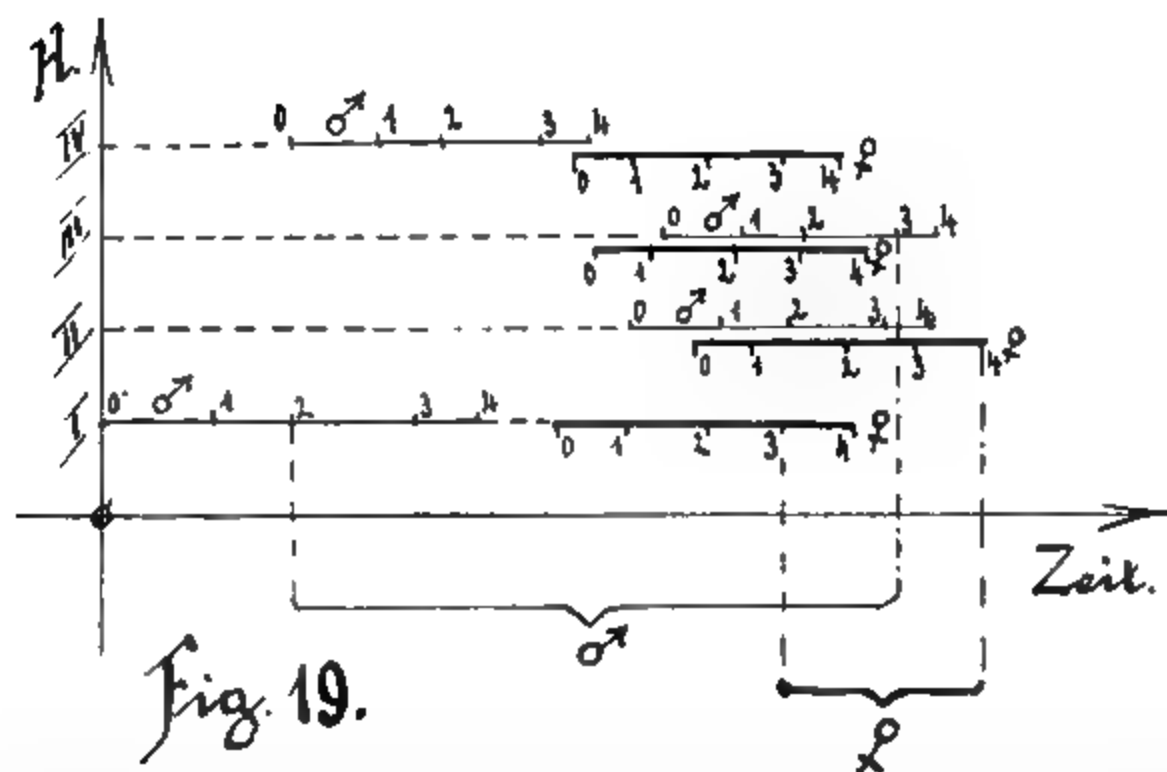
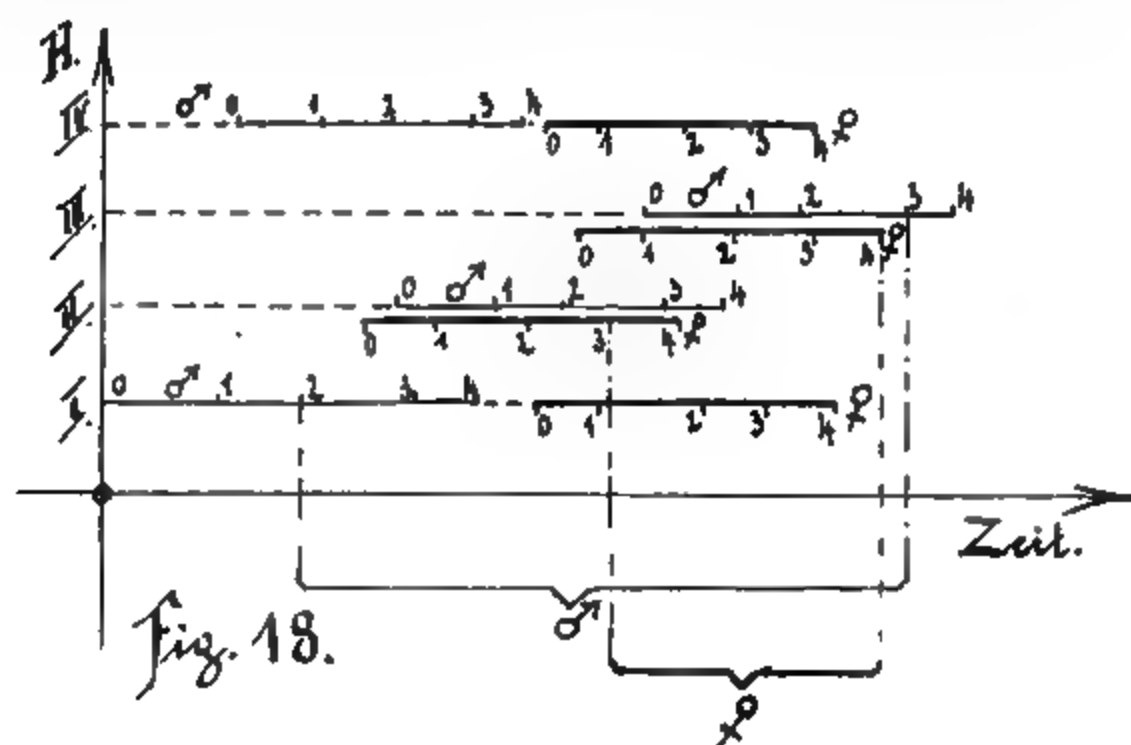
Ich wählte die folgende Zoneneinteilung:

1. Kreis . . . . . Zone I
2. „ . . . . . „ II
3. (und 4.) Kreis . . . . . „ III
- (4.) 5. und (6.) Kreis . . . . . „ IV

und erhielt die in Fig. 18 veranschaulichte graphische Darstellung.

Hier scheint, im Gegensatz zu *K. silvatica* Duby, eher etwas wie ein korrelativer Zusammenhang zwischen dem Grad der Dichogamie und der Aufblühungszeit zu bestehen, wenigstens zeigen die Blütenkreise hinsichtlich der Dichogamie eine um so stärkere Abweichung vom Zustand der zuerst aufbrechenden stark protrandrischen

Blüten, je später sie ihre Anthese beginnen. In ganz wenigen Fällen waren allerdings die Blüten der Zone II noch stärker verzögert als diejenigen der Zone III, aber trotzdem sogar noch schwach protransdrisch, so daß für diese Blütenköpfe dann etwa die in Fig. 19 veranschaulichte graphische Darstellung zutreffen dürfte. (Diese Figur wurde nur aus wenigen beobachteten Blütenköpfen abgeleitet und erhebt keinen Anspruch auf Genauigkeit.)



Aus beiden Figuren ist dagegen sehr deutlich ein anderes Gesetz abzulesen: Die früh aufblühenden Zonen der *Dipsaceen*köpfchen haben genügend Zeit zur Verfügung, um ihre Blüten langsam zu

einander, d. h. sie werden stark dichogam, während die später und besonders die zuletzt aufbrechenden Einzelblüten homogam bleiben müssen. Ferner ersehen wir aus beiden Darstellungen wiederum, wie die männlichen Zustände der Blüten über einen bedeutenden Zeitraum verteilt sind, während die weiblichen Zustände alle ziemlich gleichzeitig durchlaufen werden. Dieses Gesetz, seine Ursache und seine Ausnahmen haben wir schon oben besprochen.

6. Scabiosa Columbaria L.

Die Blüteneinrichtungen dieser Art wurden von Sprengel<sup>1)</sup> und von Knuth<sup>2)</sup> beschrieben. Ich kann den Angaben dieser beiden Forscher noch folgende, anfangs Juli 1901 im botanischen Garten in Zürich gemachten Beobachtungen beifügen:

Die Zahl der Einzelblüten im Köpfchen betrug an den von mir untersuchten Exemplaren im Mittel 85. Ich sah nur fünfzählige Einzelblütchen. In den ca. 17, als Schauapparat funktionierenden stark strahligen Randblüten waren die männlichen Sexualorgane oft verkümmert. Auch die innersten Blütchen des Köpfchens sind noch etwas zygomorph gebaut, d. h., es kommt auch in diesen noch ein Kronlappen vor, der etwas länger als die übrigen, dabei aber nach den verschiedensten Richtungen hingewendet ist. Die Länge der Randblüten (wie immer ohne Fruchtknoten) beträgt 8—9, die der centralen Blüten 5—6 mm. Die letzteren haben, absolut gemessen etwas engere, im Verhältnis zur Länge aber bedeutend weitere Kron-eingänge. Die Kelchborsten sind kürzer als bei den beiden vorigen Arten, nehmen aber nach der Mitte des Köpfchens hin regelmäfsig an Länge zu.

Im Köpfchen von *S. Columbaria* L. kommen 7—9 Blütenkreise vor. Wir verwenden die folgende Zoneneinteilung:

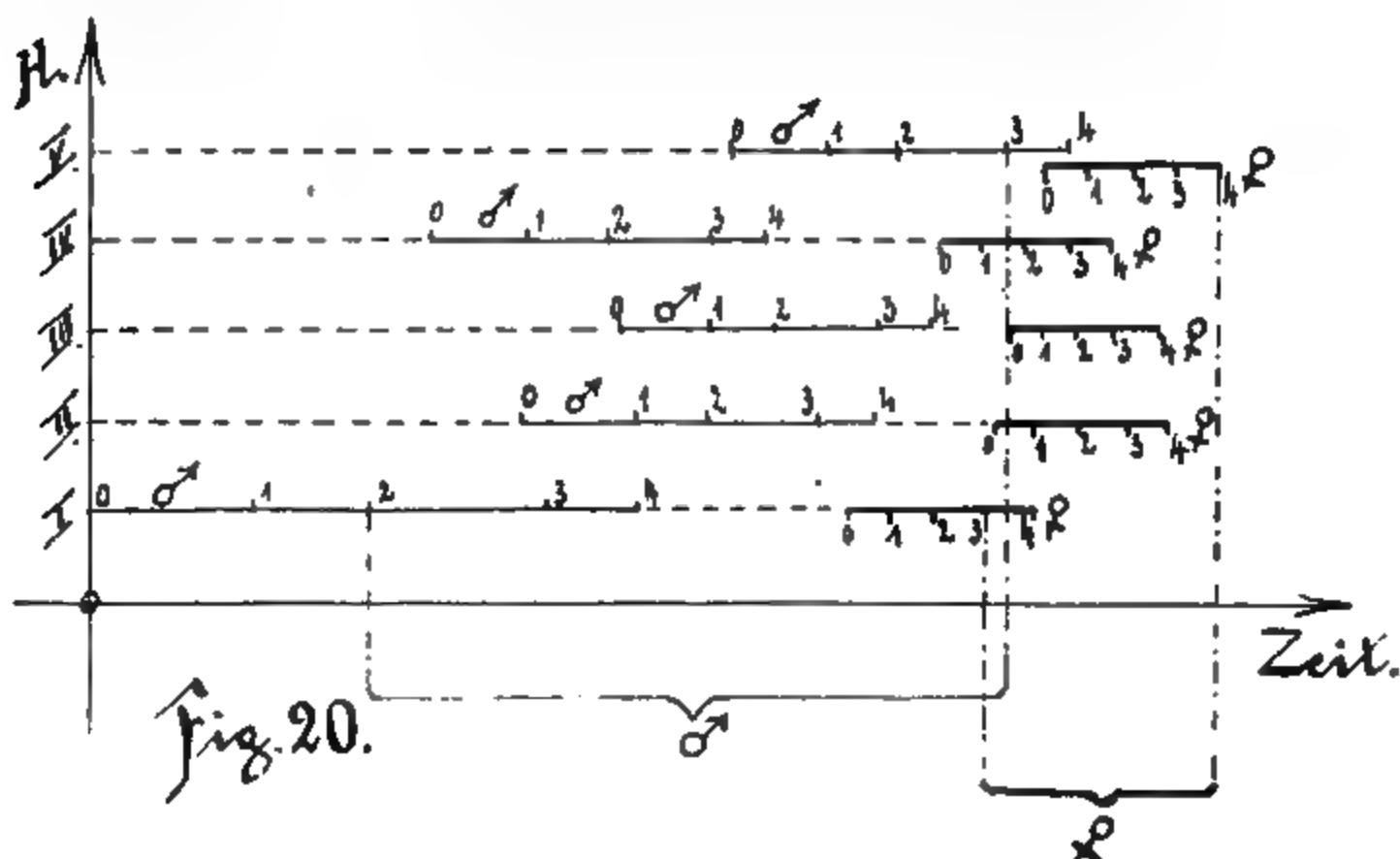
Die Randblüten . . . . .	Zone I
der 2. Kreis . . . . .	„ II .
„ 3. (und 4.) Kreis . . . . .	„ III
„ 4. (oder 5.) „ . . . . .	„ IV
die Centralblüten . . . . .	„ V

So erhalten wir als Darstellung des Grades der Dichogamie und der Zeit des Aufblühens der einzelnen Zonen im Köpfchen Fig. 20.

1) Entdecktes Geheimnis der Natur.  
2) Nordfriesische Inseln.

Sämtliche Blüten sind hienach ausgeprägt protandrisch, selbst die innersten besitzen noch ein ganz kurzes neutrales Zwischenstadium. Auch hier scheint ein direkter Zusammenhang zwischen Aufblühungszeit und Dichogamie zu bestehen. Die früher entwickelte und meist auch etwas stärker dichogame Zone besteht immer nur aus einem, gewöhnlich dem 4. Blütenkreis.

Die äußeren Umrissformen der Köpfchen verändern sich während der Anthese in ganz ähnlicher Weise wie bei *Scabiosa lucida* Vill. und zahlreichen andern *Dipsaceen* entsprechend ihres zeitlichen Verhaltens.



Für zahlreiche andere, Herbarmaterial<sup>1)</sup> aus der Umgebung von Zürich entnommene Köpfchen erhielt ich durch Anwendung derselben Zoneneinteilung eine etwas andere Darstellung (Fig. 21).

In diesen Blütenköpfchen schreitet die Aufblühungswelle von außen nach innen regelmäßig vor.

In den zuerst beschriebenen Blüten mit einer frühzeitig aufbrechenden Zone (IV) besitzt der Blütenboden an der Stelle dieser frühblühenden Zone eine viel stärkere Krümmung als weiter gegen innen und weiter gegen die Randblüten hin. Da aus diesem Grunde

1) Nur ganz ausnahmsweise ist getrocknetes Material für diese Studien noch verwendbar, Alkohol- oder Formalpräparate dagegen habe ich wieder-

die Blüthen der Zone IV sich weit ungehinderter entfalten können als die über oder unter ihnen stehenden, so ist frühzeitiges Öffnen verständlich. Wir können uns auch erklären, warum (vgl. die erste graphische Darstellung von *S. Columbaria* L.) die Zonen III und II stark verzögert sind: Die Krümmung des Blütenbodens ist hier sehr gering und dann wird der Raum durch die grossen und horizontal stehenden, infolge der Kraft der ursprünglichen centripetalen Aufblühungsart rasch wachsenden Randblüthen, die zudem nach oben, gegen die Lichtquelle hindrängen, noch mehr verengert. Der Druck, den die Randblüthen dadurch nach oben ausüben, pflanzt sich noch um einige Blütenkreise weiter fort. Da wo er nicht mehr wirkt und wo sich zudem der Blütenboden etwas stärker wölbt, bildet sich jene früher blühende Zone II. Diese Auffassung kann hier allerdings noch nicht bewiesen werden, doch wird jeder aufmerksame Beobachter der Blütenköpfe von *S. Columbaria* L. und anderer ähnlich aufblühender *Dipsaceen* die grosse Wahrscheinlichkeit, welche sie für sich hat, zugeben müssen.

Einen Beweis dafür, dass besonders das Licht sehr tiefgreifende Wirkungen auf die Entwicklung der *Dipsaceen*köpfe ausübt, erblicke

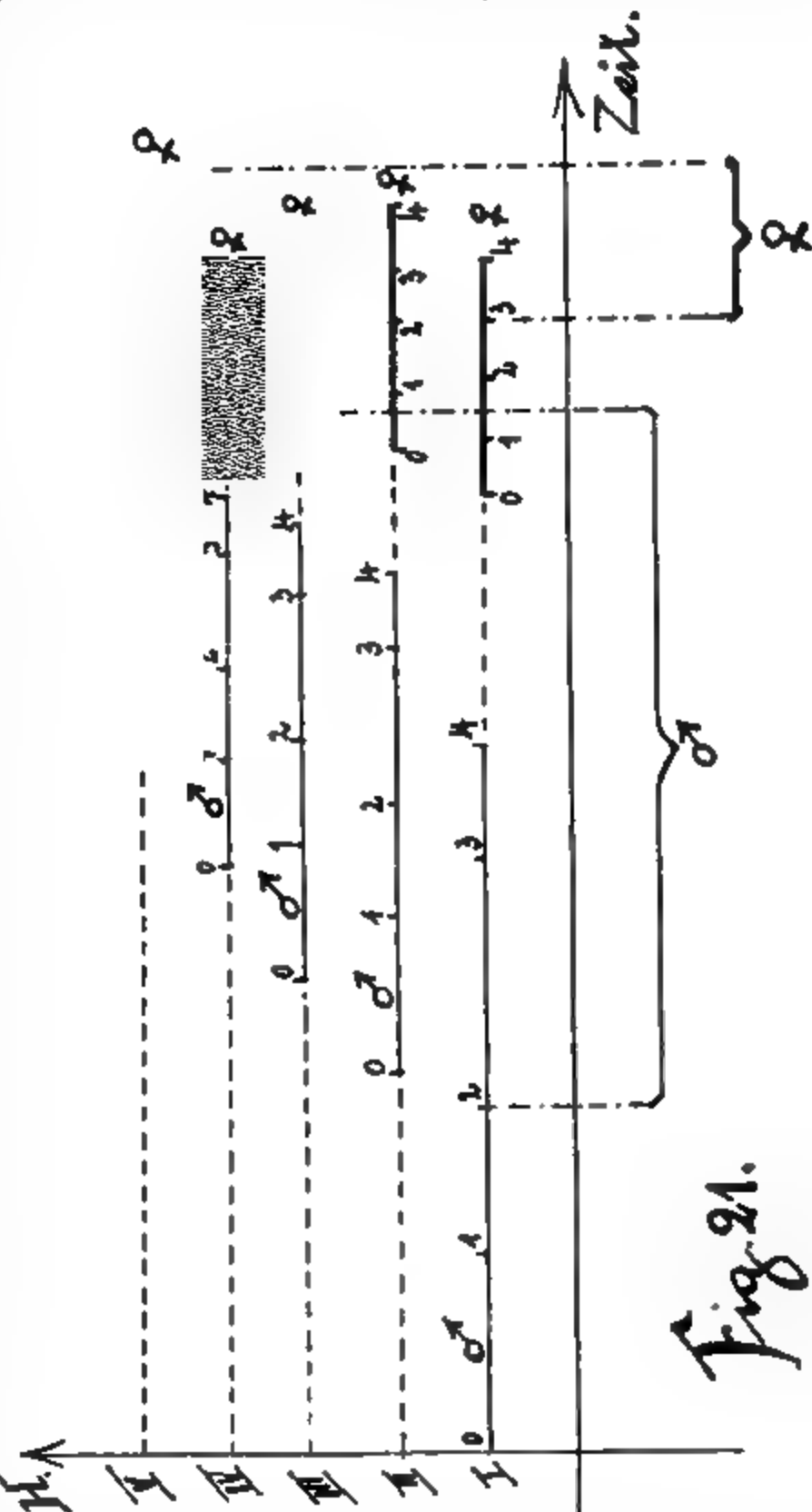


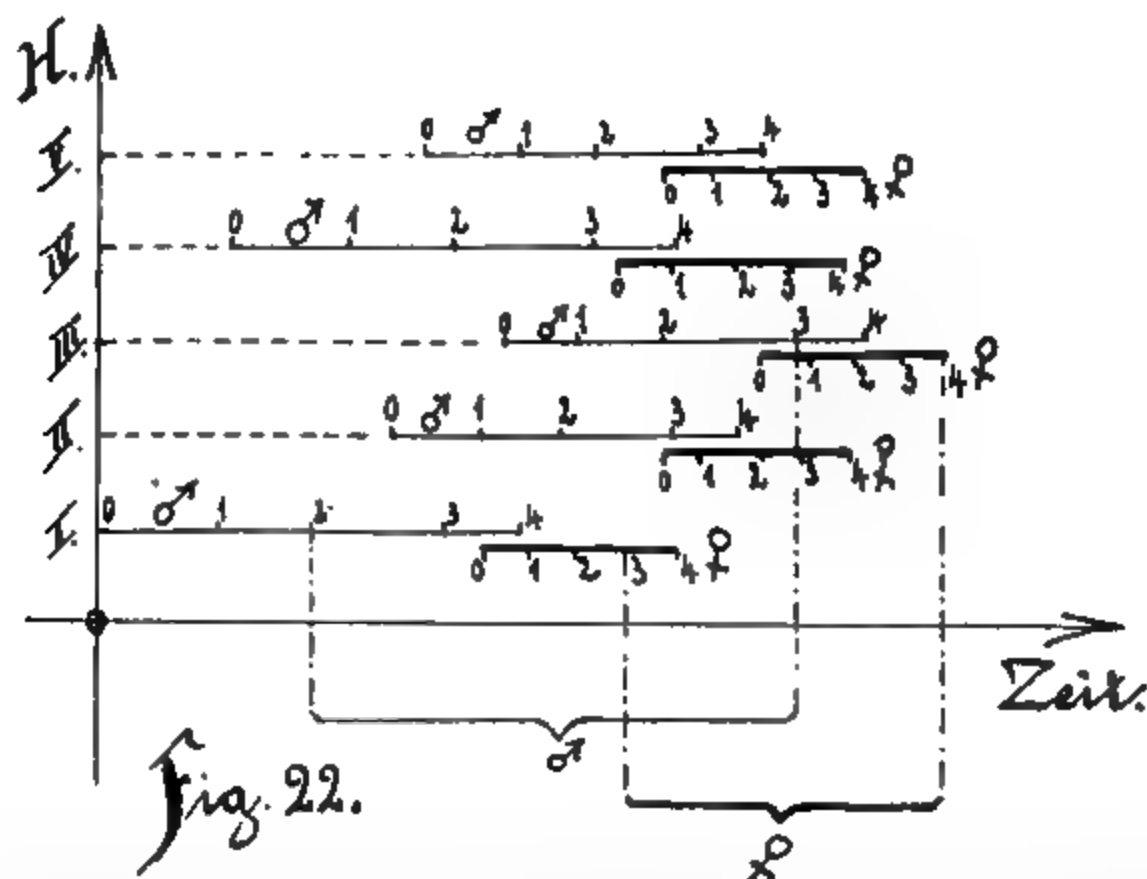
Fig. 21.



ich in der schon bei *Scabiosa lucida* Vill. (siehe oben) mitgeteilten und auch bei *S. Columbaria* L. und andern Vertretern der Familie wiederholt beobachteten Erscheinung, daß Blütenköpfe, welche infolge stark schiefer Stellung der ganzen Pflanze, an steilen Abhängen etc. auf der unteren Seite weniger reichlich von jenem Agens umflutet werden, sich auf dieser Seite auch viel später oder gar nicht öffneten.

### 7. *Scabiosa ochroleuca* L.

Untersucht von Schulz<sup>1)</sup> und Comes. Meine Beobachtungen wurden am 15.—17. August 1901 im botanischen Garten in Zürich und im März 1901 an Herbarmaterial verschiedener Herkunft gemacht.



Die Randblüten unterscheiden sich schon von den Blüten der 2. Reihe sehr stark durch ihre bedeutendere Größe und den stark ausgeprägten zygomorphen Bau, so daß der ganze, schwefelgelb gefärbte Blütenkopf, dessen Durchmesser 20—25 mm beträgt, einen stark strahligen Habitus gewinnt.

Die Länge der gestreckten Krone der Randblüten beträgt 11, diejenige der centralen Blüten 5—6 mm. Alle, besonders die inneren Blüten haben einen ziemlich weiten Eingang. Die Kelchborsten der Randblüten sind halb so lang wie die Kronröhre derselben, während

die Borsten der centralen Blüten die Länge der Krone vollständig erreichen.

Auch hier entwickeln sich die Staubblätter langsam nacheinander, so daß das männliche Stadium jeder Einzelblüte länger dauert, als das weibliche. Über das Verhalten des Köpfchens in bezug auf das Aufblühen und den Grad der Dichogamie der einzelnen Kreise gibt die in Fig. 22 gegebene Darstellung Aufschluß.

Derselben liegt die folgende Zonenteilung zugrunde:

1. Kreis (Randblüten)	. . . . .	Zone I
2. „	. . . . .	„ II
3.—5. Kreis	. . . . .	„ III
6. und 7. Kreis	. . . . .	„ IV
8. „ 9. „	. . . . .	„ V

Alle Blüten des Köpfchens sind also ungefähr gleich und zwar recht stark protandrisch. Das Griffelende der Einzelblüte ist gewöhnlich noch kaum bis zum Kronsaum emporgewachsen, wenn die Antheren schon entleert sind, d. h., es sind meistens kurze neutrale Zwischenstadien zwischen die beiden Geschlechtszustände jeder Einzelblüte eingeschaltet.

Zuerst öffnen sich die Blüten der ersten, dann diejenigen der 6. Reihe und von dieser Zone (IV) wandert dann die Aufblühungswelle nach oben und nach unten über das Köpfchen weg gegen das Centrum und gegen die schon längst blühende Randzone hin.

Andere Blütenköpfe (Herbarmaterial) besaßen in der zurückbleibenden Zone III gänzlich homogame Blüten, während die übrigen Kreise ebenso stark, die Randblüten sogar noch etwas stärker dichogam waren, als an den im botanischen Garten untersuchten Exemplaren.

Man beachte noch, daß die Arten *Scabiosa ochroleuca* L. und *S. columbaria* L. sich im zeitlichen Verhalten der Köpfchen stark unterscheiden, obwohl die erstere Art oft nur als Varietät jener zweiten aufgefaßt wird. Nach unsern bisherigen Erfahrungen über die starke Variabilität der Öffnungsfolge und Dichogamieverhältnisse, sogar innerhalb derselben Art (*Knautia arvensis* Coult!) erscheint dies nicht auffallend.

#### 8. *Scabiosa atropurpurea* L. f. „Snowball“ Hort.

Es liegt nur eine Besucherliste von Plateau vor. Ich untersuchte diese Pflanze anfangs Juli 1901 im botanischen Garten in Zürich.



Die folgende Zoneneinteilung hat sich für die von mir untersuchten Blütenköpfe von *S. atropurpurea* L. als zweckmässig erwiesen.

1. Kreis (Randblüten)	. . .	Zone I
2. und 3. Kreis	. . . .	„ II
4. und 5 (und 6.) Kreis	. . .	„ III
(6.) und 7. Kreis	. . . .	„ IV
8. und 9. Kreis (+ Centralblüten)	„	V

Wir erhalten das in Fig. 23 dargestellte Schema.

Es öffnen sich also immer zuerst die Randblüten. Während der Vorgang von diesen aus weiter nach oben fortschreitet, beginnt auch eine mittlere Reihe (Zone IV) in Anthese zu treten und auch von hier aus wandert nun die Aufblühungswelle centripetalwärts weiter. Das Ganze macht uns den Eindruck, als ob hier zwei Köpfchen mit der ursprünglichen von unten nach oben regelmässig fortschreitenden Aufblühungsfolge ineinander geschachtelt und durch die zeitlich sehr zurückbleibenden Kreise 4, 5 und 6 (Zone III) voneinander getrennt wären. Dieses Verhalten des Köpfchens steht im Gegensatz zu demjenigen mancher anderen *Dipsaceen* (*Scabiosa ochroleuca* L. u. a.), wo sich von der Mittelzone aus nicht nur nach oben, sondern nach beiden Richtungen hin der Vorgang des Öffnens fortpflanzt. Diese hier zum erstenmal beobachtete Aufblühungsart des Köpfchens ist wahrscheinlich ebenfalls durch Raumverhältnisse, durch die Art der Krümmung des Fruchtknotens etc. bedingt. Wir können diese Auffassung auch hier noch nicht beweisen, doch verdient schon die Tatsache Beobachtung, dass die Einzelblüten von *S. atropurpurea* L. sehr dicht gedrängt stehen. Dies gilt besonders für die am stärksten verzögerte Zone III, wodurch wohl ein centrifugales Ausbreiten der Aufblühungswelle von der mittleren Zone IV aus verunmöglicht wird. — Zwischen diesen beiden Arten des Aufblühens der *Dipsaceen*köpfchen kommen übrigens bei anderen Arten alle Übergänge vor.

### 9. *Scabiosa caucasica* L.

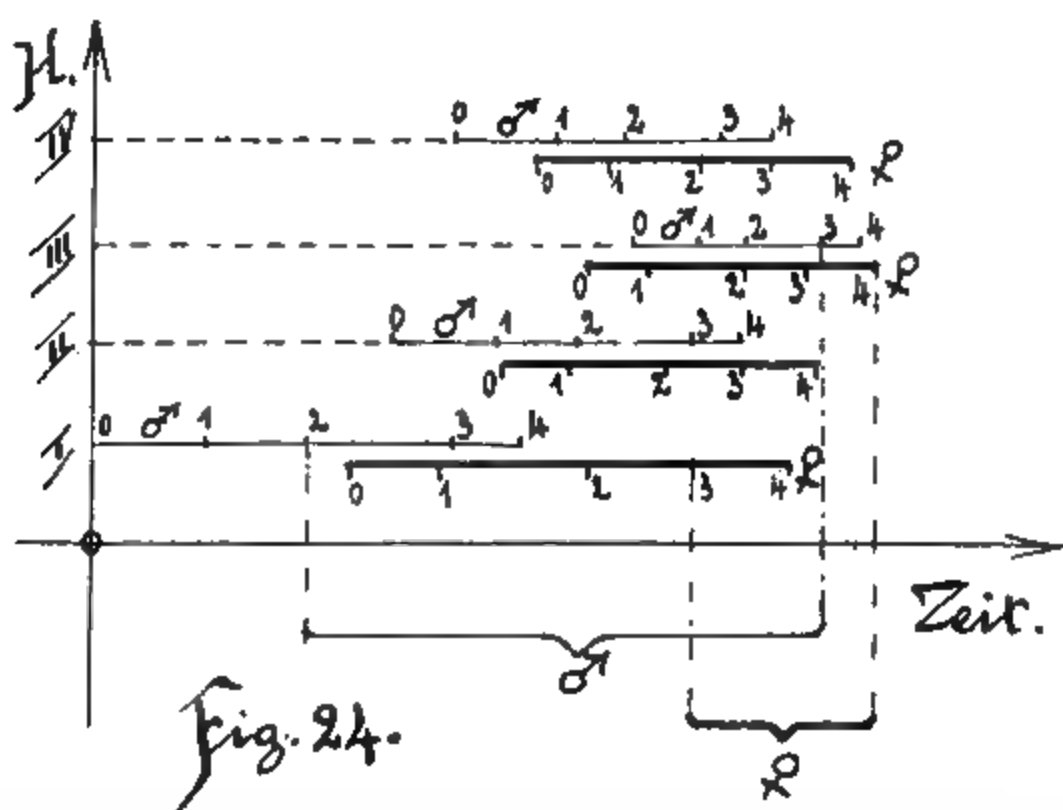
Ich untersuchte die Blütenköpfe dieser blütenbiologisch noch nicht bekannten Art anfangs Juli 1901 im Garten des Herrn Froebel in Zürich.

Das Köpfchen erreicht gewöhnlich einen Durchmesser von 30—50, ausnahmsweise sogar von 50—60 mm. Es ist von 9—11 in einer Reihe stehenden, schmutzig-grün gefärbten, an der Spitze stark behaarten Hüllblättern umgeben. Die Zahl der Randblüten beträgt 9—11, die Gesamtzahl der Einzelblüten im Köpfchen 70—80.

Es besteht morphologisch ein großer Gegensatz zwischen den Randblüten und den folgenden Reihen von Einzelblüten, während die Unterschiede zwischen diesen unbedeutend sind und nach innen immer geringer werden. Dies belegen die folgenden Zahlen (Mittelwerte, in mm angegeben).

	Länge der Krone (ohne Fruchtknoten)	Differenz zwischen dem längsten und dem kürzesten Kronzipfel	Weite des Blüten- eingangs	Länge der Kelchborsten
1. Reihe (Randblüten) . . .	22 max. 28	12	3	3,5
2. Reihe . . . . .	10	2	2,5	
Innerste Blüten . .	7,5	1	2,5	3 (Die Kelchborsten werden nach innen etwas dicker)

Oftmals waren die Blüten der zeitlich stark verzögerten Kreise 4 und 5 etwas kleiner als die Centralblüten.



blüten. Diese Erscheinung war mir früher schon an einzelnen seltenen Köpfchen von *S. lucida* Vill. aufgefallen (s. oben).

Folgende Zoneneinteilung hat sich für das Köpfchen von *S. cau-*

- |                                |        |
|--------------------------------|--------|
| 1. Reihe Randblüten . . . .    | Zone I |
| 2. und 3. Reihe . . . . .      | „ II   |
| 4. und 5. „ . . . . .          | „ III  |
| Innerste Reihe (2.—4. Reihe) . | „ IV   |

Aus meinen Notizen konstruierte ich die Fig. 24.

Die Blütenköpfe dieser Art zeigen also ein ganz ähnliches Verhalten wie diejenigen der zuerst beschriebenen *Scabiosa lucida* Vill., nur dauern hier die beiden Stadien der Einzelblüte ungefähr gleich lang. An den sehr weit aus den Blütenöffnungen hervorragenden Griffeln mit ihren kolbig angeschwollenen Enden läßt sich leicht konstatieren, daß die weiblichen Stadien im gesamten Köpfchen über einen etwas kürzern Zeitraum verteilt sind als die männlichen.

Ich beobachtete in den Randblüten manchmal rudimentäre Staubfäden; eingeschlechtige Blütenköpfe wurden dagegen nicht gefunden.

#### 10. *Scabiosa succisa* L. *Succisa protensis* Moench.

Über diese Art liegen bereits sehr viele blütenbiologische Notizen vor [Sprengel<sup>1)</sup>, H. Müller<sup>2)</sup>, Magnus<sup>3)</sup>, Schulz<sup>4)</sup>, Knuth<sup>5)</sup>]. Ich untersuchte sie am 15. August 1901 im botanischen Garten in Zürich und am 22. und 26.—28. August 1903 an freiwachsendem Material aus der Umgebung von Dönberg bei Barmen.

Am letztgenannten Ort zählte ich im Mittel 18 Randblüten, die Summe der sämtlichen Einzelblüten des Köpfchens betrug dort 50—65.

Die Blütchen haben meistens (in Dönberg immer) vier Kronzipfel, in seltenen Fällen auch fünf, oft kommt neben den vier großen Kronlappen ein rudimentärer fünfter vor. Die Einzelblüten sind aussen blaulila gefärbt, an ihrem untern zwischen die Nachbarblüten eingeklemmten Teil sind sie weiß. Die Griffel und Narben sind kronfarbig, die Staubfäden hell, die Staubbeutel anfangs rot, während des Stäubens braungelb, später weißlich. Die Länge der Kronröhre der inneren Blütchen (ohne Kronzipfel) beträgt 5—7 mm. Die Kelchborsten sind sehr kurz.<sup>6)</sup> Die Narben sind kreisrund, seltener (in Dönberg nie) zweilappig.

1) Entdecktes Geheimnis der Natur, pag. 84.

2) Befr. pag. 371—372 (mit Figuren). Weitere Beobachtungen III pag. 76 (Besucherlisten).

3) Bericht der naturforschenden Freunde Berlins, 1881.

4) Beitr. II pag. 192.

5) Ndf. Ins. pag. 84, 157. — Bydragen pag. 31 (43). Weitere Beobachtungen pag. 235.

6) Vgl. die Figuren von H. Müller, Befr. pag. 371.

Ich fand in Zürich zwittrige und weibliche Köpfchen. Nur in den ersteren weichen die Randblüten durch den Bau ihres zygomorphen Baues stark von den übrigen Blüthen ab, bei den weiblichen Köpfchen kann dagegen von einer Randzone im üblichen Sinn, wenigstens bezüglich der morphologischen Verhältnisse, nicht gesprochen werden. Die verkümmerten Staubfäden der innern Blüten mancher weiblicher Köpfe waren erheblich länger als in den weiter aussen stehenden Blüthen und ragten oft sogar etwas aus der Kronröhre hervor, ohne jedoch je zu stäuben.

Ich beobachtete in Zürich und Dönberg weder Autogamie in Einzelblüten, noch Geitonogamie im Köpfchen. Bei den unten erwähnten, bei Dönberg gefundenen hochgebauten Blütenköpfen wäre zwar Geitogamie durch Herabfallen von Pollen sehr wohl möglich, doch sind dort, wie ich wiederholt durch verschiedene Versuche konstatiert habe, die Narben ziemlich glatt und nicht sehr klebrig, die Pollenmassen dagegen recht stark klebrig.

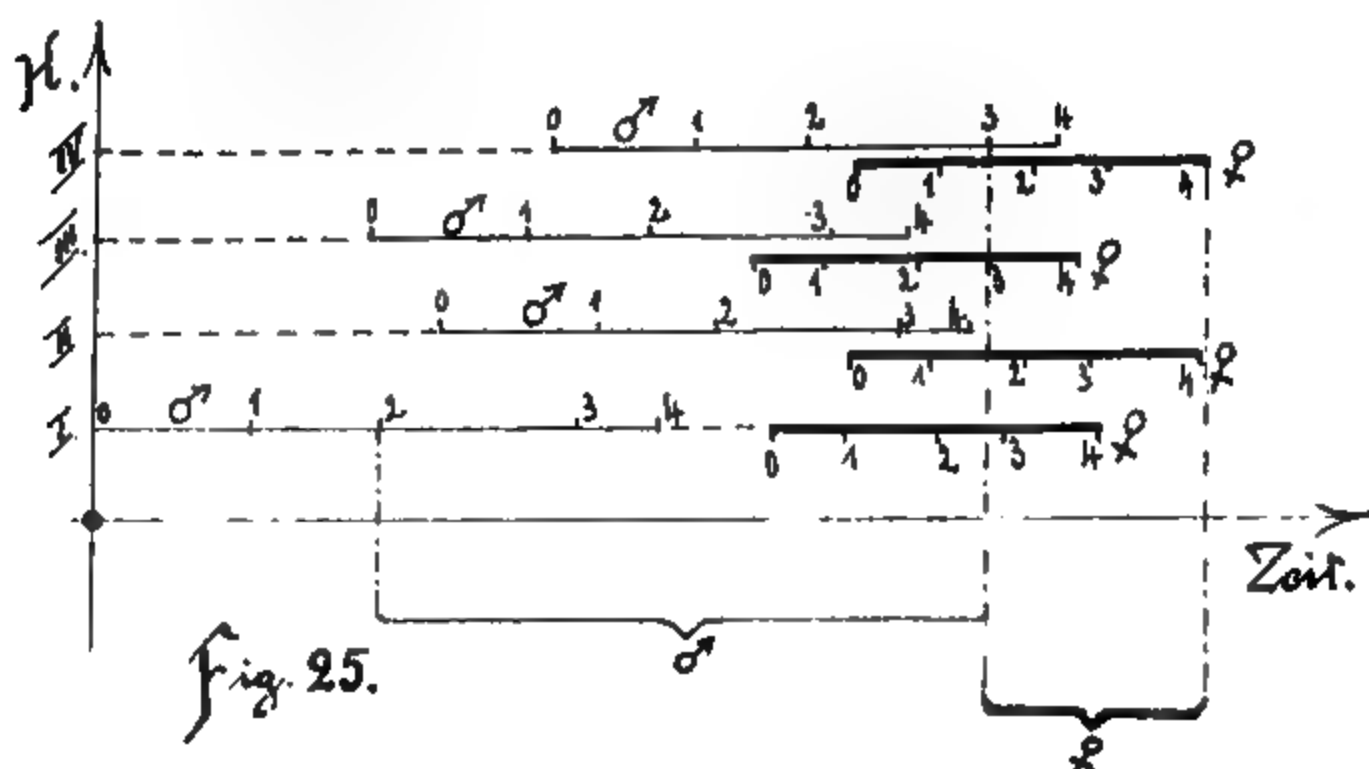


Fig. 25.

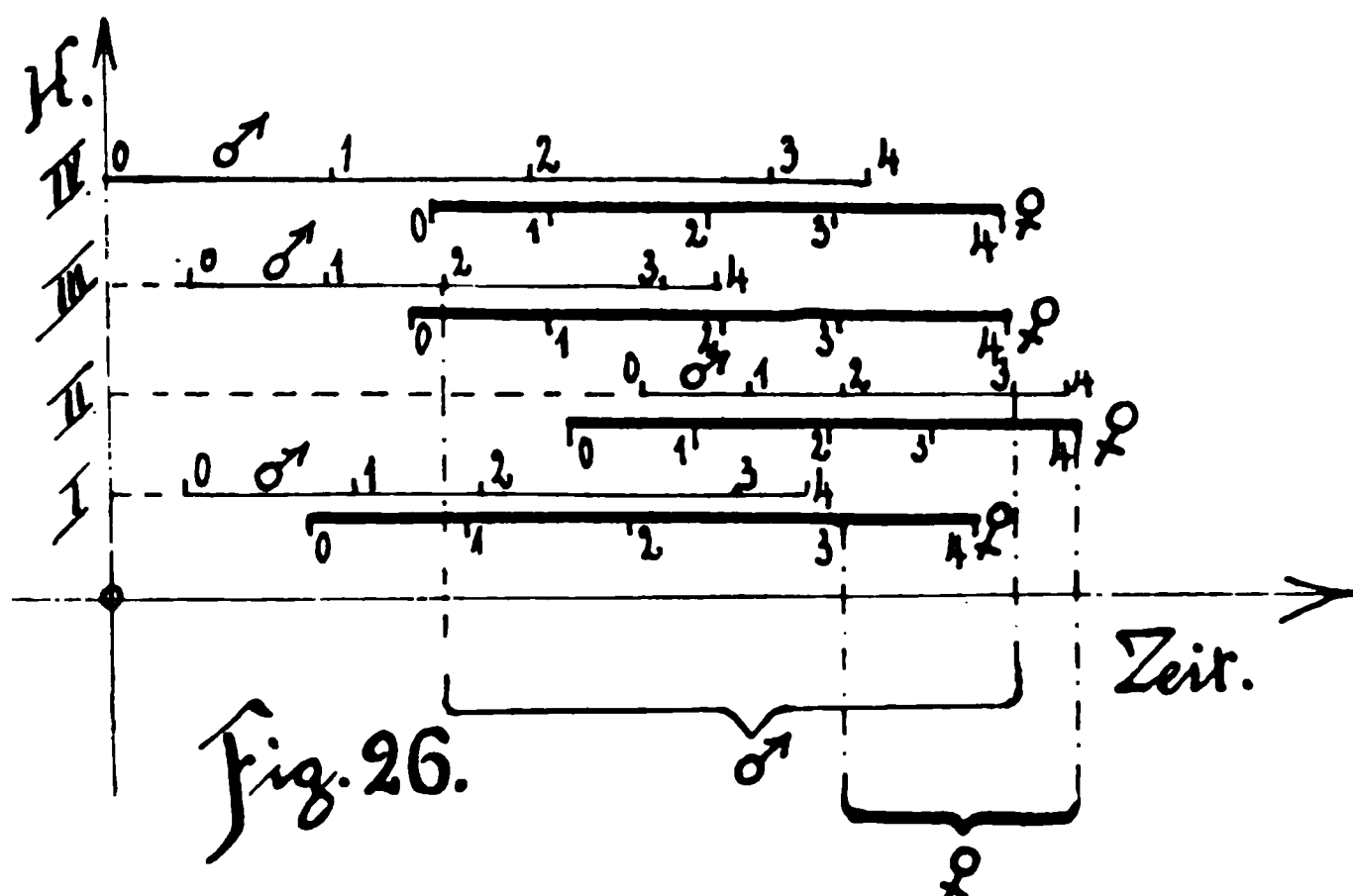
Die zeitliche Differenz zwischen dem Aufblühen der Randzone und den folgenden Reihen ist bei den in Zürich beobachteten Pflanzen bedeutend. Das männliche Stadium dauert, ähnlich wie bei *Knautia arvensis* Coult und anderen *Dipsaceen*, wegen der langsamen Reihenfolge des Aufrollens und Öffnens der Staubfäden bedeutend länger als das weibliche. Obwohl das Köpfchen, von der später zu besprechenden, zeitlich vorgeschrittenen Zone abgesehen, von aussen nach innen aufblüht, fallen wiederum, ähnlich wie bei *K. arvensis* Coult.

weiblichen Stadien der Einzelblüten nahezu in denselben Zeitraum. Auch die innersten Blüten des Köpfchens sind noch ausgeprägt protrandrisch dichogam.

Wie die in Fig. 25 veranschaulichte graphische Darstellung <sup>1)</sup> zeigt, existiert auf halber Höhe des Köpfchens eine zeitlich stark vorgeschrittene Zone.

- |                       |           |        |
|-----------------------|-----------|--------|
| 1. Kreis (Randblüten) | . . . . . | Zone I |
| 2.—4. Kreis           | . . . . . | „ II   |
| 5. und 6. Kreis       | . . . . . | „ III  |
| 7. „ 8. (und 9.)      | . . . . . | „ IV   |

Bei dem Material in Dönberg öffnete sich der 1. Blütenkreis viel später. Zuerst traten die innersten Blütchen in Anthese, dann diejenigen der III. Zone, hernach die Randblüten und ziemlich bald nachher auch die aus der Zone II. Dies ist in beistehendem Schema der Fig. 26 dargestellt. Für dasselbe gilt dieselbe Zoneneinteilung.



Die in Dönberg gezeichneten Köpfchen tendieren — besonders im Alter — auffallend zu einer kegelförmigen Verlängerung des Blütenbodens. Während die im Züricher botanischen Garten untersuchten Exemplare wie alle bisher beschriebenen Arten einen ziemlich genau halbkugeligen Blütenboden besitzen, nähert sich also der Blütenboden der Dönberger Exemplare der bei der Gattung *Dipsacus* vorkommenden Form. Hieraus können wir auch erklären, warum hier die Central- und nicht die Randblüten die gefördertsten sind: diesen kommt viel weniger Sonnenlicht zu als jenen. Während bei den zuerst beschriebenen Exemplaren von *S. succisa* L. die Rand-

1) Dieselbe wurde nur nach wenig Beobachtungsmaterial konstruiert.



blüten zuerst aufbrechen und darum auch den größten Grad der Dichogamie zeigten, so sind bei den Exemplaren aus Dönberg die innersten Blütchen am stärksten protrandrisch, weil diese hier zuerst blühen. Die Blüten der Zone II sind hier gar nicht mehr dichogam, die Randblüten nur noch ganz schwach protrandrisch. Auch bei diesen Exemplaren sind die Narben alle zur gleichen Zeit empfängnisfähig. Damit dies möglich wird, dauert das männliche Stadium nur in den zuerst sich öffnenden centralen Blüten länger als das weibliche; in den übrigen Einzelblüten entfalten sich die Staubfäden rascher.

### 11. *Cephalaria alpina* (L.) Schrad.

Die Blütenköpfe dieser Art wurden biologisch noch nicht beschrieben. Ich untersuchte sie im Juli 1901 im Garten des Herrn Froebel in Zürich.

Der Durchmesser des gelblichweißen Köpfchens, das von schwarzbraunen, weißbehaarten Hüllblättern umgeben ist, beträgt 40—50 mm, die Zahl der Randblüten im Mittel 17, die Gesamtzahl der Einzelblüten im Köpfchen ca. 140. Der Fruchtboden trägt einige Millimeter über die Knospen herausragende dunkelblau gefärbte, unten breite, oben stark spitz zulaufende Spreublätter, welche nach außen in die soeben beschriebenen Hüllblätter übergehen.

Die Einzelblütchen sind ohne Ausnahme nach der Vierzahl gebaut. Sogar die Randblüten sind ziemlich weit trichterförmig, nicht engröhrig. Die letztern und oft auch die Blütchen des an dieselben angrenzenden 2. Kreises besitzen stark reduzierte Fruchtknoten, die nie reifen. Die Griffel fehlen hier meist ganz, die männlichen Sexualorgane dagegen sind wohl ausgebildet. Die übrigen Blüten sind alle zwittrig.

Wir wählen folgende Zoneneinteilung des Köpfchens:

1. Kreis (Randblüten)	. . . . .	Zone I
2. „	. . . . .	„ II
3., 4. (und 5.) Kreis	. . . . .	„ III
5., 6., 7. (und 8. Kreis)	. . . . .	„ IV
8., 9. und 10. Kreis	. . . . .	„ V

und konstruieren darnach Fig. 27.

Wie bei *Scabiosa atropurpurea* L. beginnt also hier das Blühen kurz nacheinander in zwei Kreisen des Köpfchens, im 1. und 6. oder 7. (Zone IV) und schreitet von diesen Stellen aus nach oben weiter. Auch hier bleiben die beiden so entstandenen blühenden

Zone (III) getrennt, so daß das Ganze des Eindrucks von zwei ineinander geschachtelten Köpfchen erweckt, wobei der zuerst aufblühende Kreis der Zone IV die Rolle der Randblüten des inneren Köpfchens spielt, ohne aber in seinen Blüten besondere morphologische Unterschiede von den übrigen Einzelblüten zu besitzen, wie die eigentlichen Randblüten (des ganzen Köpfchens). Ein kleiner Unterschied im Aufblühen des Köpfchens ist zwischen den beiden *Dipsaceen* *Scabiosa atropurpurea* L. und *Cephalaria alpina* Schrad. immerhin vorhanden. Es beginnen sich nämlich bei der letztgenannten Art ziemlich regelmäßig zuerst die Blüten des mittleren Kreises (7) der Zone IV zu öffnen und von hier aus greift der Vorgang nicht

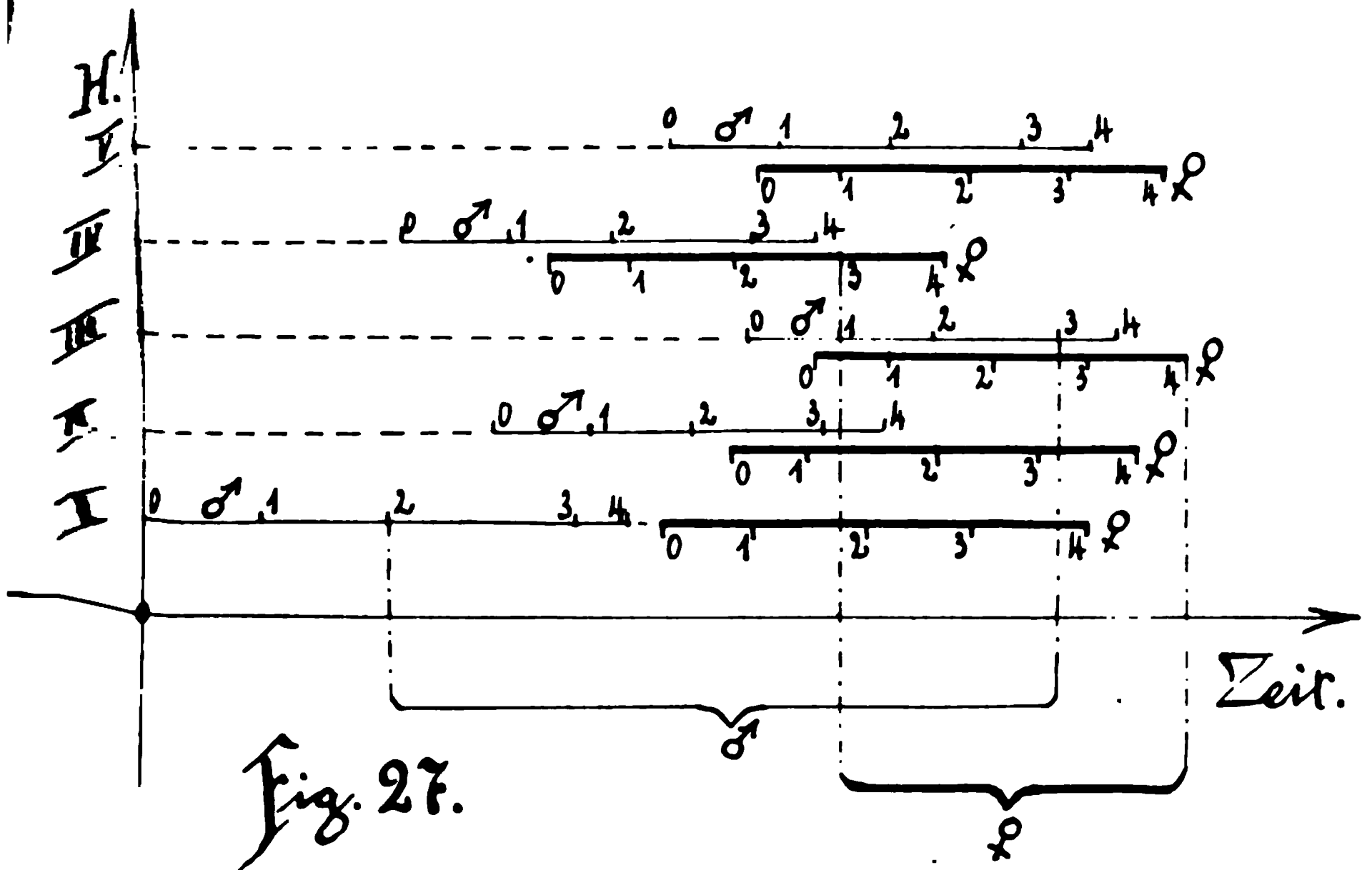


Fig. 27.

Nur nach oben (innen), sondern zunächst auch noch etwas nach unten, auf den 6. Blütenkreis über. Dann aber steht die abwärts wandernde Blütenwelle still — offenbar, weil sich von dort ab die Blüten dann zu stark drängen und unten zu sehr von den bereits geöffneten oberen beschattet werden —, so daß die sehr dichtstehenden Blüten der Kreise 3—5 stark zurückbleiben und von beiden Seiten durch bereits geöffnete Blüten immer mehr eingeengt werden.

Es ist unnötig, die graphische Darstellung der Aufblühungsfolge von *C. alpina* Schrad. noch weiter zu erklären. Wie in den meisten der bisher behandelten Fälle sind die Köpfchen verschiedenen Alters sofort sehr leicht an ihrer äußeren Form zu erkennen, beson-

ders wenn man Längsschnitte durch dieselben anfertigt. Ich erinnere diesbezüglich an die bei der Besprechung von *Scabiosa lucida* Vill. gemachten Mitteilungen.

Wir bemerkten oben, daß der 7. Blütenkreis, der als Ausgangskreis der oberen, ebenfalls centripetal gerichteten Aufblühungswelle, als „Randzone“ des oberen (inneren) Köpfchens aufgefaßt werden kann, sich morphologisch nicht von den übrigen Blüthen unterscheide wie die eigentlichen Randblüthen. Dies ist nun aber nicht immer der Fall. Ich fand in einzelnen Blütenköpfen, die ich mit der gütigen Erlaubnis des Herrn Dr. Correvon in Genf im August 1901 im Alpengarten der Linnaea in Bourg-St.-Pierre (Wallis) untersuchte und die sich durch eine besonders stark zurückbleibende und eng zusammengedrückte III. Zone auszeichneten, jene früh aufbrechenden Blüthen des 7. Kreises um 1—2 mm länger als ihre Nachbarn oben (Zone V) und unten (Zone III). Dies läßt sich natürlich leicht erklären, wenn wir bedenken, welche große Vorteile an Raum und Licht jener Blütenkreis gegenüber seinen oberen und unteren Nachbarn genießt, sobald er sich früher als jene zu entwickeln beginnt. Auch diese Beobachtung spricht wieder für die Richtigkeit der früher geäußerten Ansicht, daß alle diese abnormen Aufblühungsfolgen der *Dipsaceen*köpfchen als Folge der Konkurrenz der verschiedenen Blütenkreise um Raum und Licht aufgefaßt werden müssen und läßt uns sogar vermuten, daß auch der zygomorphe Bau der Blüthen gewisser Kreise mehr oder weniger von diesen Ursachen abhängt. Zu weit dürfen wir hier natürlich nicht schließen, da unsere Beobachtungen noch zu wenige Arten umfassen. Da wir überdies in allen bis jetzt behandelten Fällen gesehen haben, daß die morphologischen Unterschiede der Blütenkreise der *Dipsaceen*köpfchen nicht in gleicher Weise wie die zeitlichen, sondern meist in regelmäßiger Reihenfolge von außen nach innen verteilt sind, so können jene nicht nur von denselben Ursachen abhängen, welche die zeitlichen Unterschiede hervorbringen. (Vergl. aber die betreffenden Anmerkungen bei *Scabiosa lucida* Vill., *S. caucasica* L. und bei *Cephalaria tatarica* Schrad.)

Ich füge noch bei, daß die Länge der stark strahlenden Randblüthen 22 mm, die Differenz zwischen den längsten und den kürzesten Teilen ihrer Krone 10 mm und diejenige zwischen dem äußeren längsten Kronzipfel und den beiden seitlichen mittellangen 5—7 mm beträgt, daß dagegen die Centralblüthen nur 7 mm lang sind und eine

ihrer Krone aufweisen. Die Blütchen aus der zurückbleibenden Zone III messen 9 mm. Die Kelchborsten sind nur 1—2 mm lang.

12. *Cephalaria tatarica* (Gmel.) Schrad.

Ich untersuchte die Köpfchen dieser blütenbiologisch ebenfalls noch unbekannten Art anfangs Juli 1901 im botanischen Garten in Zürich.

Der Durchmesser der Köpfe beträgt 5—7 mm. Die blauschwarzen Hüllblätter sind breiter als bei der soeben beschriebenen Art und tragen keine Haare. Sie lassen sich durch ihre bedeutendere Grösse, ihre Form und Farbe sehr leicht von den nach innen folgenden langen Spreublättern unterscheiden.

Die Zahl der Einzelblüten ist bedeutend grösser als bei *C. alpina* Schrad., sie schwankt zwischen 100 und 120. Der morphologische Unterschied der Randblüten von den Blütchen der folgenden Reihe ist auch hier sehr gross. Die Unterschiede in den Dimensionen ergeben sich aus folgenden Zahlen:

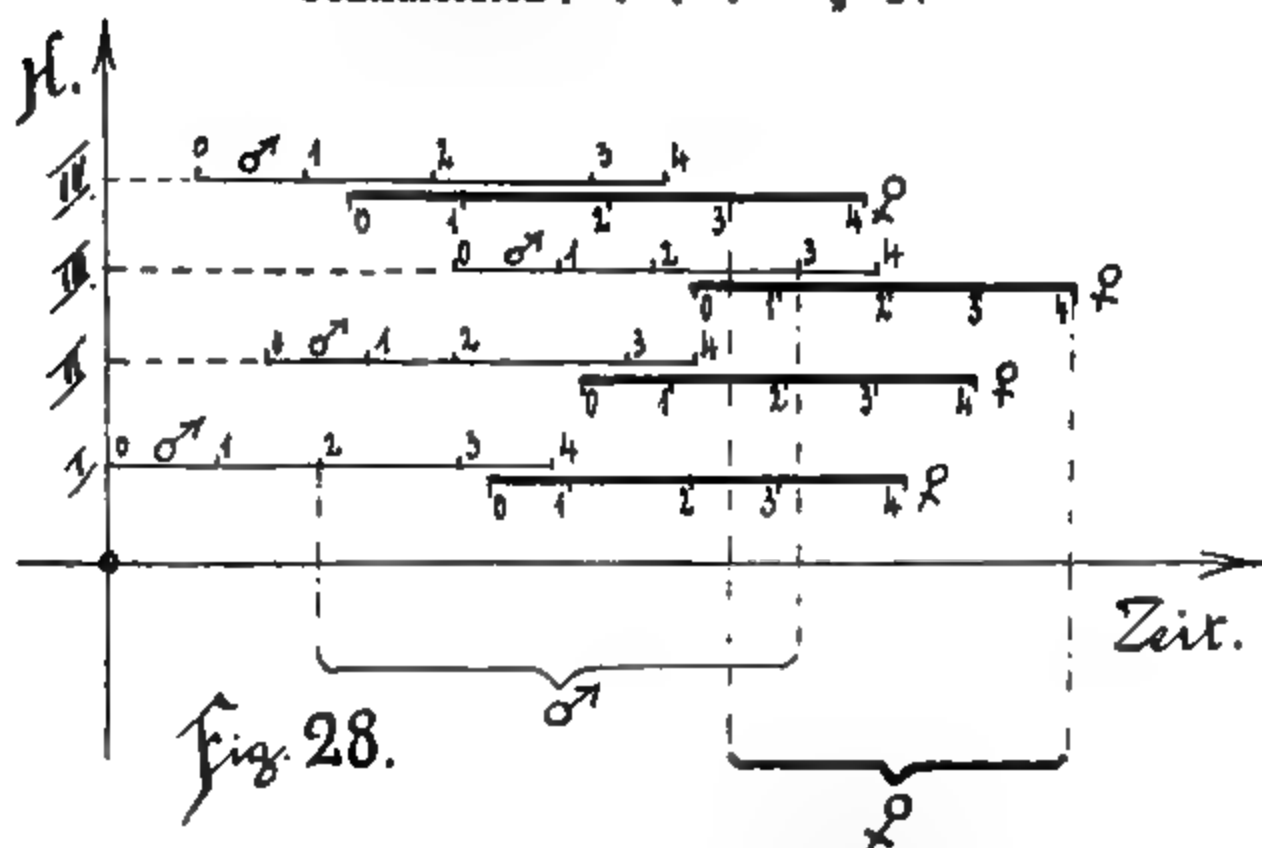
	Länge der gestreckten Krone in mm	Differenz in der Länge des äusseren und der beiden seitlichen Kronblattzipfel in mm	Differenz in der Länge des äusseren und des inneren Kronblattzipfels in mm
Randblüten . . . . .	23	7	10
Folgende (2.) Reihe . .	14	6,5	7
3. Kreis } Zone III .		2	2—3
4 u. 5. Kreis } (s. unten) .		0	0—1
Centralblüten . . . . .		1—2	1

Besonders die Vergleichung der beiden obersten fettgedruckten Zahlen (10 u. 7) zeigt den grossen morphologischen Unterschied der Randblüten schon von denen des 2. Kreises: jene besitzen enorm lange äussere Kronzipfel. Aus den vier unteren fettgedruckten Zahlen können wir entnehmen, dass hier zum erstenmal die zeitlich zurückbleibende Zone II (s. unten) auch weniger zygomorph ausgebildete Blütchen besitzt als das Centrum des Köpfchens. Die Erscheinung traf ich in geringerem Grade sonst nur noch bei einigen ganz seltenen Köpfchen von *Scabiosa lucida* Vill. und in sehr schwachem Grade bei einigen Exemplaren von *S. caucasica* L. (vergl. die betr. Bemerkungen dort). Ich füge aber ausdrücklich bei, dass ich sie auch bei *C. tatarica* Schrad. nur bei einzelnen Exemplaren fand, dass sich also jene vier fettgedruckten

Zahlen (ausnahmsweise!) nicht auf die Mehrzahl der untersuchten Blütenköpfe beziehen. Sehr oft blieb in diesen Köpfchen mit kleineren und weniger zygomorphen Blüten in der Zone II diese Zone auch zeitlich noch stärker zurück als unten in der graphischen Darstellung (Fig. 28), die sich natürlich auf die Mehrheit der untersuchten Exemplare bezieht, angegeben ist.

Die zeitlichen Unterschiede der morphologisch so sehr stark abweichenden Randblüten sind dagegen nicht so bedeutend. Dies zeigt die unten gegebene Figur 28, der folgende Zoneneinteilung zugrunde liegt:

1. Reihe . . . . .	Zone I
2. „ . . . . .	„ II
3.—5. Reihe . . . . .	„ III
Centralblüten . . . . .	„ IV



Wir sehen aus dieser Darstellung, daß ebenfalls die morphologisch so verschiedenen Blütenreihen 1 und 2 zeitlich nur sehr wenig voneinander abweichen, so daß sie eigentlich besser zu einer Zone zu vereinigen wären. Dagegen fällt bezüglich des zeitlichen Verhaltens eine scharfe Grenze zwischen die Blütenkreise 2 und 3. Die protandrische Dichogamie nimmt trotz des starken zeitlichen Zurückweichens der mittleren Zone (III), welches, wie wir hörten, selbst auf die Morphologie jener Zone nicht ohne Einfluß bleibt, doch meistens von außen nach innen regelmäßig ab. — Ich beobachtete einzelne Köpf-

wenigen Köpfchen fand ich sogar regelmässig centripetales Aufblühen. Aber selbst in diesen Köpfchen waren meistens die centralen Blüten noch stärker zygomorph gebaut als diejenigen der Kreise 3—5.

### 13. *Dipsacus fullonum* (L.) Miller.

Die Blütenköpfe dieser Art wurden von Kirchner<sup>1)</sup> beschrieben. Meine Beobachtungen wurden Mitte August 1901 im botanischen Garten in Zürich und im Sommer 1903 im botanischen resp. Schulgarten von Köln und Schwelm i. W. gemacht.

Die hochkegelförmigen Blütenköpfe (Höhe 4—5 cm) sind unten zum Schutze gegen aufkriechende Weichtiere<sup>1)</sup> von wenigen grossen steifen und spitzen Hüllblättern umgeben, die aussen, auf einer vor-  
springenden Mittelleiste, kleine, spitze, nach rückwärts gerichtete Zäh-  
nen tragen. Ähnliche Zähnen sitzen auch am Stiel des Blütenkopfes.

Die Einzelblüten sind oben weiss, zu unterst grünlich. Ihre Länge beträgt, gleichgiltig an welcher Stelle im Köpfchen sie stehen, durchschnittlich 10 mm. Eine in Grösse und Bau der Einzelblüten abweichende Randzone kommt also hier nicht vor. Nach aussen werden die Blütchen meistens sogar etwas kürzer (oft 1—2 mm Unterschied innen und ganz aussen!). Die Krone endigt oben in vier mässig spitzen Lappen, von denen der nach dem Centrum des Köpfchens gewendete immer etwas länger ist als die drei übrigen (!).

Alle Blüten tragen auf der Aussenseite ihres untern, engröhrigen Teils feine, nach rückwärts gerichtete Haare. Die Antheren sind hell rotviolett gefärbt. Die Narbe besteht ursprünglich aus zwei langen Ästen. Es ist aber aus Gründen, die von H. Müller<sup>3)</sup> angegeben werden, immer nur der nach oben (innen) im Köpfchen gewendete Ast entwickelt. Jedes Köpfchen sitzt über einem ziemlich langen und breiten, weissen, durchscheinenden, längsgestreiften, steifhäutigen Spreublatt, mit harter über die Krone herausragender grüner Spitze und spitzen, steifen Haaren an den obern Rändern. Oberhalb des vierkantigen Fruchtknotens befindet sich nur ein rudimentärer Kelchsaum; Kelchborsten fehlen.

1) Flora von Stuttgart pag. 678 und 679.

2) Die aus den verwachsenen Blattbasen bestehenden Wassertröge hat Kirchner als Schutzmittel gegen aufkriechende ungeflügelte Insekten erklärt; s. auch Kerner, Pflanzenleben (Abbildungen).

3) Befr. pag. 369. Vgl. das bei *Knautia arvensis* Coulter in dieser Abhandlung hierüber Gesagte, sowie das dort gegebene Zitat von H. Müller.

Die Staubfäden richten sich hier nicht, wie bei den meisten bisher besprochenen *Dipsaceen*blüten, langsam nacheinander, sondern fast gleichzeitig auf. Darum dauert das männliche Stadium hier nicht so lange, übertrifft aber dennoch an Zeitdauer das weibliche, da die Narben nur kurzlebig sind. Die Einzelblütchen sind alle ziemlich gleich stark protrandrisch. Der Grad ihrer Dichogamie ist der untenstehenden graphischen Darstellung zu entnehmen. Es finden sich in einer Blüte nur sehr selten noch gleichzeitig stäubende Antheren und empfängnisfähige Narben. In Schwelm und Köln waren die Blüten allerdings schwächer dichogam.

„Die steifen, borstigen Spreublätter (s. oben) verhindern die besuchenden Insekten, über die Blütenstände wegzukriechen“ [K n u t h].<sup>1)</sup> Aus diesem Grunde können die Tiere auch keine Geitonogamie im Köpfchen veranlassen, auch wenn die weiblichen Stadien der Einzelblüten nicht gleichzeitig durchlaufen werden. Dementsprechend sehen wir denn auch hier die männlichen Zustände über einen größern Zeitraum verteilt als die weiblichen.

Auch hier verhalten sich einzelne Zonen des Köpfchens verschieden, die Übergänge erfolgen aber sehr allmählich, so daß die Zoneneinteilung relativ willkürlich ist. Wir vereinigten:

Die 3 untersten Kreise zu . . . . .	Zone I
den 4. und 5. Kreis zu . . . . .	„ II
„ 6.—8. Kreis zu . . . . .	„ III
„ 8.—10. „ „ . . . . .	„ IV
„ 10. bis ca. 16. Kreis zu . . . . .	„ V

und erhielten so die folgende graphische Darstellung (Fig. 29) des zeitlichen Verhaltens der Blütenköpfe.

Kirchner fand, daß das Aufblühen von einer mittleren Zone nach oben und unten regelmäßig fortschreitet. Dies trifft, wie die Figur zeigt, für die von mir untersuchten Köpfe nicht ganz zu.

Aus der Figur können wir ferner noch erkennen, daß sich die äußersten Blüten hier zeitlich noch ganz anders verhalten als bei den bisher besprochenen *Dipsaceen*köpfen. Sie öffnen sich zwar früher als die nächstfolgende innere Reihe, aber später als die Blütenkreise 8—10 (Zone IV).

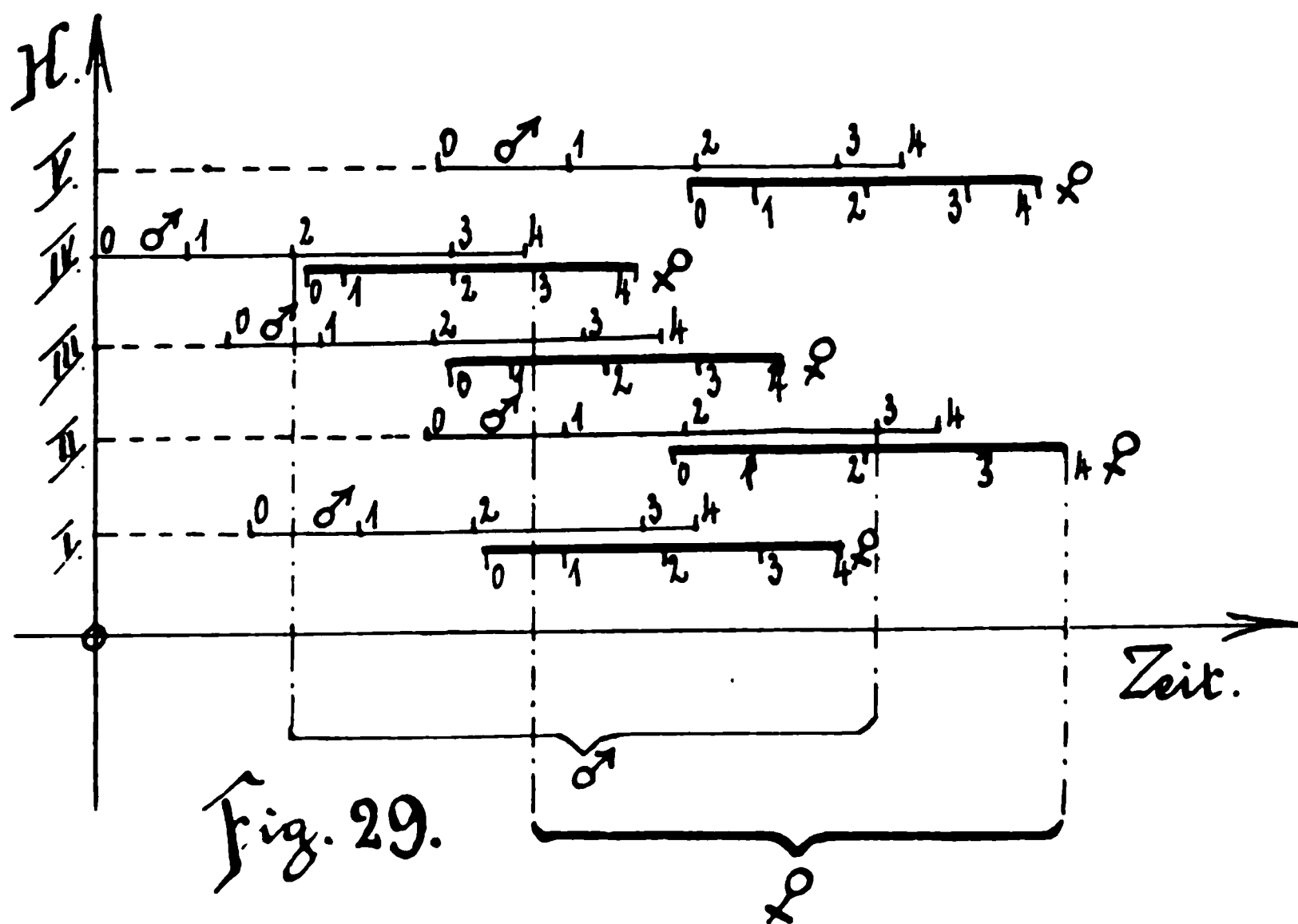
Die in Köln und Schwelm gezogenen Exemplare stimmen im übrigen mit den im vorstehenden beschriebenen ganz überein.

#### 14. *Dipsacus silvester* Miller.

Es liegen bereits zahlreiche blütenbiologische Angaben über diese Art vor. [H. Müller<sup>1)</sup>, Loew<sup>2)</sup>, Kirchner, Besucherlisten von Dalla Torre, Heinsius, Knuth, Mac Lead u. a.] Ich untersuchte diese Blüten im August 1901 im botanischen Garten in Zürich.

Die Blütenköpfe haben eine Länge (Höhe) von 3—4 cm. Sie sind ebenfalls von langen steifen Hüllblättern umgeben. Diese tragen aber nur vereinzelte und nach vorn gerichtete Dornen.

Jedes Blütchen besitzt vier, seltener drei Kronzipfel. Auch hier ist, wie bereits H. Müller beobachtete, nur der eine Gipfelast ent-



wickelt. Die Kronröhren sind nicht 8—10 (nach Müller 9—11) mm lang und unten noch etwas enger als bei der vorigen Art. Der obere Teil der Krone ist blaulila gefärbt und außen sehr fein behaart. Über die Spreublätter und den Kelchsaum gilt das bei der vorigen Art Gesagte; Kelchborsten fehlen auch hier. Die Blütchen sind etwas weniger protandrisch als bei *D. follunom* Mill., sie unterscheiden sich aber auch hier im Grad der Dichogamie durchaus nicht voneinander,

1) Befr. pag. 367. Weit. Beob. III pag. 76 (Besucherlisten).

2) Blütenbiologische Floristik pag. 390.



da die weiblichen Zustände wegen der langen und spitzen Schuppen nicht alle zur selben Zeit durchlaufen zu werden brauen. Die männlichen Stadien der Einzelblüten sind noch kürzer als bei vorigen Art. Sie werden sogar von den weiblichen an Zeitdauer getroffen, da die Narben nicht besonders kurzlebig sind. Kirc

Aug. 20.

20

beobachtete bereits, daß der Blütenkopf von einer mittleren Zone nach beiden Seiten hin in die Anthese tritt. Ich habe dies in von mir untersuchten Blütenköpfchen bestätigt gefunden und in

Für dasselbe betrachtete ich:

die ca. 3 untersten Kreise	als Zone	I
den 4.—7. Kreis . . .	„	II
die folg. 2—4 Kreise . .	„	III
die folg. ca. 5 „ . .	„	IV
den 16.—18. (19.) Kreis .	„	V
„ 19.—21. Kreis :	„	VI
die centralen Blüten . .	„	VII

Graphische Darstellung des Aufblühens in Fig. 30.

### Vergleichende Übersicht über die Blütenmorphologie und -Biologie der betrachteten Dipsaceen.

Wir beschränken uns hier darauf, die zwischen den einzelnen Blütenkreisen eines Köpfchens gefundenen Unterschiede im Bau und im zeitlichen Verhalten bei den behandelten Arten zusammenfassend und vergleichend zu betrachten, weil doch diesen Merkmalen die ganze vorstehende Untersuchung hauptsächlich gewidmet war. Alle übrigen morphologischen und biologischen Merkmale der Einzelblüten und der Köpfchen müssen in den betreffenden Einzelbeschreibungen nachgeschlagen werden.

Obwohl mir das wenige hier bearbeitete Material noch nicht das Recht gibt, sichere Erklärungen jener morphologischen und zeitlichen Unterschiede der Einzelblüten eines Köpfchens aufzustellen, so will ich es doch nicht unterlassen, wenigstens die Wege anzudeuten, die mir nach meiner bisherigen Kenntnis der Blütenbiologie der *Dipsaceen* zu solchen Erklärungen zu führen scheinen. Ich bitte zu entschuldigen, wenn sich die nachfolgenden Erörterungen der sprachlichen Kürze wegen da und dort wie fertige Erkenntnis darstellen. Ich hoffe, daß sie doch ihren Zweck erfüllen, indem sie gelegentlich zu Fragestellungen und darauf gegründeten weiteren Untersuchungen der oft so sonderbaren Aufblühungs- und Dichogamieverhältnisse der *Dipsaceen* anregen.

### I. Die morphologischen Unterschiede der Einzelblüten.

1. Nach den von Focke aufgestellten Grundsätzen<sup>1)</sup> entwickeln sich in den gedrängten Blütenständen, wie Dolden, Scheindolden, Köpfchen etc. die äußeren Petalen aller Einzelblüten stärker als die seitlichen und die inneren. Dies geschieht auch im Interesse der Augenfälligkeit, aber, besonders beim *Dipsaceenköpfchen*, besonders darum, weil die äußeren Kronblattzipfel, die meist senkrecht zum auffallenden Licht ausgebreitet sind, von diesem mehr getroffen werden als die anderen. Da aber gegen die Mitte des Köpfchens hin jene Kronblattzipfel immer weniger senkrecht zum auffallenden Licht stehen, so können sich hier die Blütchen viel weniger nach dem erwähnten Focke'schen Gesetz zygomorph-strahlend umgestalten als außen. Es haben also zwar alle Blütchen die Tendenz zu zygomorph-strahlender Ausbildung, aber nur bei den äußeren wird diese Tendenz durch die Lebensbedingungen begünstigt.

Es ist auch denkbar, daß an der Vergrößerung der nach außen gerichteten Kronblätter die Insekten durch den infolge ihres Auffliegens auf jene Petalen ausgeübten Reiz direkt (vergl. die Theorie von C. W. v. Nägeli über die Entstehung der Blumenblätter durch den Reiz der besuchenden Insekten) oder durch Auslese indirekt mitgewirkt haben.

2. Eine Ausnahme von der sonst sehr allgemeinen Regel, daß die Blüten nach innen immer mehr aktinomorph gebaut werden, fanden wir bei *Cephalaria tatarica* Schrad. Da besitzen nämlich die Einzelblüten der II. Zone kürzere äußere Kronblattzipfel als die innersten Blütchen. Der Grund hiervon mag darin liegen, daß die Blüten jener Zone besonders stark verzögert aufblühen, darum ganz bedeutend stärker zusammengedrängt werden als die Centralblüten und aus diesem Grunde der auch ihnen innewohnenden Tendenz zur zygomorphen Entfaltung und horizontalen Ausbreitung der Krone nicht einmal in demselben Grade folgen können wie die innersten Blüten des Köpfchens. Auch bei *C. alpina* Schrad. fanden wir, wohl aus denselben Gründen, die Randblüten des „inneren“ Köpfchens manchmal etwas länger als die weiter nach unten gelegenen Blüten. Vereinzelt Exemplare von *Scabiosa lucida* Vill. zeigten diese Erscheinung ebenfalls.

3. Die Einzelblüten der *Dipsaceenköpfe* werden von innen nach außen nicht nur immer stärker strahlend, sondern auch länger und stets relativ, oft (bei *Scabiosa lucida* Vill. und *S. graminifolia* L.) auch

<sup>1)</sup> Focke, W. O., Entstehung des zygomorphen Blütenbaues.

absolut gemessen, engröhriger. Ziemlich weite Kronröhren, auch in der Randzone, hat *Cephalaria alpina* Schrad.

4. Die unter 1. und 3. erwähnten morphologischen Unterschiede der Einzelblüten sind nicht regelmässig über das Köpfchen verteilt, sondern sie sind zwischen der Randzone und dem folgenden Blütenkreis gröfser als zwischen irgend zwei anderen Kreisen. Ausnahmen: Beide Arten *Dipsacus* und bis zu einem gewissen Grade auch *Scabiosa atropurpurea* L. f. „Snowball“ Hort. Hier liegt nämlich der erwähnte Sprung in der Verteilung der morphologischen Unterschiede im Köpfchen mehr zwischen dem 2. und dem 3. Blütenkreis. Diese Verschiebung erstreckt sich nicht auch auf die zeitlichen Vorgänge.

5. Bei *Scabiosa lucida* Vill. und *S. Columbaria* L. beobachtete ich halbseitige Verkümmernng einzelner Köpfchen infolge schiefer Stellung der Pflanze, welche das Sonnenlicht nur von der einen Seite zutreten liefs. Diese Erscheinung beweist die starke Einwirkung des Lichtes auf die Art der Entfaltung der *Dipsaceen*köpfchen.

6. Bei *Knautia arvensis* Coult. fand ich an den verschiedensten Stellen des Köpfchens einzelne zwischen ihre Nachbarn eingeengte Blüten, die klein oder sogar rudimentär blieben und sich erst spät oder sogar überhaupt nicht öffneten. Diese Erscheinung zeigt, wie sehr der Beginn der Anthese derjenigen Einzelblüten verzögert wird, welche von den andern im Raum beengt werden.

7. Bei *Scabiosa lucida* Vill. fand ich an den verschiedensten Standorten nicht eingeengte Einzelblüten, die sich zu gleicher Zeit wie alle andern öffneten, aber eine ganz andere Form zeigten. Diese waren sehr selten, traten aber in einem und demselben Köpfchen stets häufig und ohne Übergänge auf und dürften wohl spontan entstanden sein.

8. Bei *Knautia arvensis* Coult. und *Scabiosa succisa* L. fand ich Köpfchen mit zweierlei Farbenton.

9. Die Köpfchen der weiblichen Stöcke von *Knautia arvensis* Coult. besitzen gar nicht strahlende, diejenigen von *Scabiosa lucida* Vill., *Knautia silvatica* Duby nur ganz schwach strahlende Randblüten, entsprechend dem allgemeinen Gesetz der geringeren Augenfälligkeit der Blüten weiblicher Stöcke bei Gynodioecie.<sup>1)</sup>

1) Labiaten, Compositen u. a. Über letztere vgl. man M. v. Uexküll-Gyllenband, Phylogenie der Blütenformen und der Geschlechterverteilung bei den Compositen. Bibliotheca Botanica Heft 52.

10. Bei den von mir beobachteten und in 9. aufgezählten Arten mit weiblichen Köpfchen waren diese etwas kleiner und dunkler gefärbt als die zwittrigen.

## II. Die zeitlichen Unterschiede der Einzelblüten.

Darunter verstehen wir ihre Verschiedenheiten hinsichtlich der Zeit ihres Aufblühens und des Grades ihrer Dichogamie. Wir können hierüber, nur die wichtigeren Beobachtungsergebnisse zusammenfassend, folgendes aussagen:

1. Die Einzelblüten der untersuchten *Dipsaceen*köpfchen sind meist protandrisch dichogam. Besonders stark protandrisch sind *Scabiosa lucida* Vill., *Columbaria* L., *suaveolens* Desf. und *Knautia arvensis* Coult. Gar keine protandrischen Blüten hat *Knautia silvatica* Duby. Homogame Blütchen kommen in den Köpfen von *Scabiosa graminifolia* L., *atropurpurea* L. f. „Snowball“ Hort., *caucasica* L., *Cephalaria alpina* Schrad., sowie bei einzelnen Exemplaren von *Knautia arvensis* Coult. vor, protogynä bei *Knautia silvatica* Duby.

2. Unter den beschriebenen *Dipsaceen* besitzen nur einige Exemplare von *Knautia arvensis* Coult. und *Scabiosa Columbaria* L., dann z. T. auch *S. succisa* L. die ursprüngliche centripetale Aufblühungsfolge des Köpfchens.

3. Bei den übrigen Arten kommen an verschiedenen Stellen, meist jedoch in der Mitte des Köpfchenhalbmessers eine oder mehrere zeitlich verzögerte resp. beschleunigte Reihen oder Zonen vor. Dies führt oft, z. B. bei *Scabiosa atropurpurea* Hort. f. „Snowball“ L., *Cephalaria alpina* Schrad. (zwei „ineinander geschachtelte“ Köpfchen) und *Dipsacus silvester* Mill. zu scheinbar ganz andern Aufblühungsarten.

Der Weg, der wohl am ehesten zur Erklärung dieser abnormen Aufblühungsfolgen der meisten *Dipsaceen*köpfchen führt, ist folgender: Wie mehrere Beobachtungen mit Sicherheit zeigen (spätes Entwickeln oder Verkümmern der abwärts gerichteten Blütchen schief stehender Köpfchen, Verkümmern der eingengten Blütchen von *Knautia silvatica* Duby., Analogieschlüsse aus den Ergebnissen der experimentellen blütenbiologischen Erforschung anderer Familien) ist die Entwicklung der Einzelblüten der *Dipsaceen*köpfchen in hohem Grade vom Licht und darum auch von den Raumverhältnissen im Köpfchen abhängig. Dies ist auch leicht zu verstehen: Wenn irgend ein Blütenkreis sich früher als die andern entfaltet, so wird er, weil die Einzelblüten des Köpfchens gewöhnlich sehr dicht stehen, bald die Nachbar-

und sich darum rascher entwickeln als jene. Nun gibt es, wie uns schon die vorliegenden Untersuchungen mehrmals andeuteten, in den *Dipsaceen*köpfchen gewisse Blütenkreise, die von Anfang an Aussicht haben, sich etwas früher als ihre Nachbarn zu öffnen, weil sie mehr Raum zur Verfügung haben als jene. Das sind solche, die an besonders stark gewölbten Stellen des Blütenbodens stehen. Einen vollständigen Beweis für diese Auffassung kann die vorliegende Untersuchung noch nicht erbringen. Derselbe kann erbracht werden durch genaues vergleichendes Studium und bildliche Darstellung des Blütenbodens und seines Verhaltens während der Entwicklung der Knospe und bei den verschiedenen Arten.

4. Bei dem kegelförmigen, oben am stärksten gewölbten Blütenboden von *Dipsacus silvester* Mill. haben natürlich die innersten Blüten am meisten Raum. Die Knospen können hier am raschesten wachsen und genießen auch hier am meisten Licht. Dieses Köpfchen sollte daher centrifugal aufblühen. Wie alle *Dipsaceen* hat aber auch diese Pflanze die Tendenz bewahrt, ihre Blütenköpfe in der Reihenfolge von aussen nach innen in die Anthese treten zu lassen. Es kämpft also hier eine alte erbliche Anlage gegen eine durch die äusseren Einflüsse hervorgerufene Kraft. Es beginnen darum diejenigen Kreise des Köpfchens zuerst zu blühen, in denen beide Kräfte gleich stark wirken. Dies ist der Fall bei den auf halber Höhe des Blütenkopfs stehenden Kreisen. Von hier aus gehen dann, jenen beiden Kräften entsprechend, eine centrifugale und eine centripetale Aufblühungswelle über das Köpfchen hin.

5. *Cephalaria tatarica* Schrad. und einzelne Exemplare von *C. alpina* Schrad. und *Scabiosa lucida* Vill. stellen den Fall dar, wo in den dicht gedrängten Kreisen die Einzelblüten sich nicht nur spät entwickelt sondern sogar in ihrer Morphologie verändert sind. (Vgl. I. Punkt 2.)

6. Die Randblüten öffnen sich fast stets zuerst. Ausnahmen von dieser Regel fanden wir bei beiden Arten *Dipsacus*, bei einigen Exemplaren von *Knautia arvensis* Coult., dann oft auch bei *K. silvatica* Duby. Die Erklärung dieser Abweichungen findet sich zum Teil in Punkt 4. dieses Abschnittes. — Besonders frühzeitig öffnen sich die Randblüten bei *Scabiosa lucida* Vill. und *Columbaria* L. Bei diesen Arten nehmen demnach die Randblüten auch zeitlich eine ähnliche Sonderstellung ein wie in bezug auf ihre Morphologie.

7. In den Köpfchen von *Knautia arvensis* Coult., *Scabiosa Columbaria* L. und *S. succisa* L., die nach 2. die ursprüngliche centri-



























In den übrigen voll entwickelten Gewebezellen der Samenknoepe sowie in denjenigen der Fruchtwand ist die Zahl der Körner im allgemeinen etwa 20, seltener 32. Doch hiervon weiter unten.

Es schien mir nun notwendig zu sein, nachzusehen, ob diese Erscheinungen auch bei anderen Pflanzen vorkommen. Ich habe zahlreiche Pflanzen daraufhin untersucht, werde hier aber nur folgende Beispiele anführen.

Fig. 4 stellt einen Ruhekern einer fast ausgewachsenen Zelle der Samenschale von *Zostera* vor. Im Kern lassen sich mit Leichtigkeit 12 elliptische ziemlich gleichgroße Körner zählen. Die Zahl der Chromosomen in den Mitosen der Wurzelspitze ist 12.

Fig. 5 ist ein Kern aus dem Integument eines halbreifen Samens von *Calendula*. Hier kommen in einer fast homogen granulierten Grundmasse etwa 30, zwar ungleich große, doch immer bestimmt hervortretende Chromatinkörner vor. Beim Zählen der Chromosomen der Pollenmutterzellen habe ich die Zahl 16 gefunden, in den somatischen Zellen fanden sich also 32.



Fig. 4. *Zostera marina*. Kern aus der Samenschale.

Fig. 5. *Calendula* sp.

Aus allen diesen Beispielen geht zur Genüge hervor, dass in den Ruhestadien der Kerne vieler Pflanzen stark chromatische Körner vorkommen, deren Zahl ziemlich genau mit der Zahl der Chromosomen der betreffenden Pflanzen übereinstimmt. Ich finde es daher für richtig, diese Körner als Chromosomen aufzufassen.<sup>1)</sup>

---

1) Als diese Arbeit schon druckfertig war, bekam ich die sehr interessante Abhandlung von V. Häcker über „Bastardierung und Geschlechtszellenbildung, Zool. Jahrb. 1904“ zu sehen. Ich werde in einer späteren Arbeit dieselbe näher berücksichtigen. Hier möchte ich nur bemerken, dass, wenn Häckers sog. Successionshypothese auch auf pflanzlichem Gebiete zutreffen sollte, dieselbe jedoch mit der obigen Annahme von der Chromosomennatur der „Pseudonucleolen“ vereinbart ist.



obigen Auseinandersetzungen sollte man also eine direkte Korrelation zwischen den Chromosomen und der Nahrungsarbeit annehmen können. Ich finde eine Bestätigung dieser Annahme im folgenden. In dem das Embryo zunächst umgebenden Teile des Endosperms von *Capsella* haben die Kerne eine eigentümliche Pseudopodienform; sie strecken ihre Pseudopodien in der Richtung nach dem Embryo aus, und in demselben liegen auch die meisten Chromosomen (Fig. 6).

In dem grossen Kern der Schlauchzelle des Embryoträgers von *Capsella*, wo sicher ein reger Stoffaustausch stattfindet, kommt eine sehr interessante Erscheinung vor (Fig. 7). Hie und da sieht man nämlich die Chromosomen deutlich segmentiert, wodurch sie wie längegeteilte Chromosomen im Spiremstadium der Mitosen aussehen. Vielleicht ist dies ein Ausdruck besonders reger Nahrungsarbeit. Tatsächlich habe ich, obwohl sehr selten, einige Kerne gefunden, in denen die Zahl der Chromatinkörner etwa 34 betrug. Vielleicht läßt sich hierdurch das eigentümliche Verhalten der Antipodenkerne in verschiedenen Pflanzen erklären. Diese führen nach den Angaben von Guignard, Strasburger u. a. nicht immer die reduzierte Zahl der Chromosomen, sondern können auch mehr Chromosomen haben. Dieser Umstand wurde als Beweis gegen die Richtigkeit der Individualitätshypothese angeführt.

Ich hoffe bald, weitere Resultate meiner Untersuchungen über das Ruhestadium des Kerns publizieren zu können. Besonders interessant haben sich in dieser Hinsicht die insektenfressenden Pflanzen (*Drosera*, *Pinguicula* u. a.) gezeigt.



































# Bau und Leben der chilenischen Loranthacee *Phrygilanthus aphyllus*.

Von K. Reiche.

(Mitteilung aus dem Museo Nacional zu Santiago de Chile.)

Hierzu Tafel V und 9 Abbildungen im Text.

Literatur. Johow, F., Zur Bestäubungsbiologie chilenischer Blüten. *Phrygilanthus aphyllus*. Verh. d. deutsch. wiss. Ver. Santiago IV (1890) pag. 243—246; 435; tab. II. Thiselton-Dyer, W. T., Morphological notes. The haustorium of *Loranthus aphyllus*. Annals of Bot. vol. XV Nr. 60, Dec. 1901 pag. 749—757; tab. XI. Weitere Literatur im Text.

Nachdem verschiedene Versuche fehlgeschlagen waren, den Kaktus *Cereus chilensis* mit dem auf ihm lebenden Schmarotzer *Phrygilanthus aphyllus* in Europa zu züchten, und nachdem auch das Unternehmen Thiselton-Dyers, die Anatomie der Pflanze nach einem schlecht erhaltenen Exemplar darzustellen, ein, wie wir sehen werden, unbefriedigendes Resultat ergeben hatte, hielt ich es für angebracht, auf ein umfassendes, von verschiedenen Standorten und zu verschiedenen Jahreszeiten gesammeltes Material eine erneute Untersuchung dieser interessantesten aller chilenischen Schmarotzerpflanzen zu gründen. Ich erlaube mir, die Ergebnisse dieser Arbeit auf den folgenden Seiten vorzulegen; allerdings mußte auch ich eine glücklicherweise nicht sehr wesentliche Lücke des Entwicklungsganges unserer Pflanze offen lassen, und wenn ich trotzdem zu einer Veröffentlichung meiner Beobachtungen schreite, so geschieht es, weil die Reisedispositionen des folgenden Jahres mir nicht gestatten, sämtliche Standorte nochmals nach dem fehlenden Stadium abzusuchen.

Die uns beschäftigende Pflanze hat folgende Diagnose:

*Phrygilanthus aphyllus* (Miers) Eichler, Flor. bras. V. II. (1868) pag. 47; Natürliche Pflanzenfam., Nachträge pag. 134 [*Loranthus aphyllus* Miers ex DC. Prodr. IV (1830) pag. 307; Gay, Flora chilena III pag. 154; *L. cactorum* Hook. et Arn. Bot. Beech. pag. 25 (1841); *Tristerix aphyllus* Don, Gen. Syst. III pag. 418]. Fruticulus holoparasitus aphyllus glaber ramosissimus ruber. Inflorescentia paniculatoracemosa. Flos triprophyllatus \* ♀ P<sub>4</sub> A<sub>4</sub> J<sub>(7)</sub>. Tepala ante anthesin leviter cohaerentia. Stamina tepalis opposita antheris versatilibus. Calyculus circularis epigynus. Fructus bacciformis monospermus. Embryo rectus cylindricus indivisus endospermio circumdatus.































Angabe nicht zitiert, so nehme ich sie als Original; sie ist dann von Engler in die Nachträge zu den Natürl. Pflanzenfam. aufgenommen worden. — Die erste Notiz, daß unsere Pflanze auf *Cactus peruvianus* Mol. wächst, stammt von Gillies<sup>1)</sup>; unter diesem Kaktus ist aber sicherlich die jetzt *Cereus chilensis* genannte Pflanze zu verstehen.<sup>2)</sup> Ferner aber habe ich in der ganzen mir zur Verfügung stehenden Literatur keinen Beleg dafür finden können, daß der Parasit in Peru heimisch ist, nicht einmal in dem früher zu diesem Lande gehörigen nördlichsten Chile. Ruiz und Pavon<sup>3)</sup>, welche die von ihnen in Peru beobachteten Locanthaceen beschreiben und abbilden, kennen den *Loranthus aphyllus* überhaupt nicht; Meyen, der in Chile und Peru gereist ist, erwähnt ihn ausdrücklich nur aus Chile.<sup>4)</sup> Die neuesten Bereicherungen der peruanischen Flora, deren Beschreibungen wir Hieronymus verdanken, zitieren ihn ebensowenig. Ich vermute daher, daß er in Peru sich überhaupt nicht findet, sondern daß diese Annahme nur eine Folgerung aus der (unrichtigen) Speziesbezeichnung des *Cereus peruvianus* ist.

c) Argentinien. Nach Gillies<sup>5)</sup> ist *Phrygilanthus aphyllus* bei Villavicencio in den Anden von Mendoza gesammelt worden. Ich habe in Griesebachs *Plantae Lorentzianae* keine Bestätigung dafür finden können; auch Burmeister<sup>6)</sup> erwähnt ihn nicht, als er die Kakteenflora westlich und nördlich von Mendoza beschreibt; ebenso wenig figuriert er in einer Pflanzenliste, die Kurtz<sup>7)</sup> aus der Vorcordillere von Mendoza zusammengestellt hat. Nach freundlicher Mitteilung des letztgenannten Autors fehlen Belege im Herbar zu Córdoba, aber die Angabe eines so exakten Beobachters wie Gillies verdient immerhin Vertrauen, wenn letzterer, der ja auch in Chile gesammelt hat, sich nicht eines Versehens in der Etikettierung schuldig gemacht hat. Alles in allem ist auch die argentinische Heimatsberechtigung des Parasiten nicht über jeden Zweifel erhaben.

---

1) Bot. Beech. pag. 32.

2) Schumann, K., Gesamtbeschreibung der Kakteen. Nachträge 1898 bis 1902 pag. 23.

3) Flor. per. et chil. III pag. 44—50.

4) Pflanzengeographie pag. 170.

5) Bot. Misc. III pag. 267.

6) Reise in den La Plata-Staaten I pag. 223.

7) Bolet. de la acad. nac. de ciencias en Córdoba, XV (1897) pag. 502—522.



seines Umfanges mit Kernen beklebt, aber ohne Resultat. Auch ein in Tiltal entwickelter Keimling, den ich in einer Dose sorgfältig nach Hause gebracht und meinem Versuchskaktus angesetzt hatte, entwickelte sich nicht weiter. Damit im Einklang steht die fernere Beobachtung, daß mehrere den Kakteen an ihren natürlichen Standorten aufsitzenden Keimlinge trotz schon erfolgter Bildung der Haftscheibe nicht weiter gediehen.

Der Keimungsakt geht in folgender Weise vor sich: Aus dem der Epidermis oder einem Stachel des Kaktus angeklebten und seines Epikarps verlustig gegangenen Kern tritt das, wie wir sahen, bereits

Fig. 5. Keimung. Der Samenkern *S* ist auf der Epidermis des Kaktus festgeklebt und der Keimling schlingt sich zwischen den Stacheln hindurch, bis sein zur Keimscheibe anschwellendes Radicularende *R* wieder die Epidermis des Kaktus erreicht. 3/1.

Fig. 6. Längsschnitt durch die untere Partie eines sich streckenden Keimlings. Der Plasmahalt der Zellen ist nur im centralen Meristem gezeichnet.

aus dem Endosperm und der Viscinschicht herausgewachsene Radicularende des Embryos weiter hervor und erreicht eine je nach der Entfernung von der Oberfläche des Kaktus verschiedene Länge. War der Kern zufällig sehr hoch an einem langen Stachel inseriert, so geht der Keimling manchmal an Erschöpfung des Endosperms zugrunde, ehe er sein Ziel erreicht. Die Streckung, die er dabei erfährt, ist beträchtlich und kann 6—8 cm betragen. Entweder wächst der Keimling in gerader Linie auf seinen Wirt zu oder macht, wenn

er auf andere Stacheln in seinem Wege trifft, Schlingen und Windungen um diese herum (Textfig. 5). Dabei ist er geotropisch unempfindlich. Die dem Radicularende des Keimlings aufsitzenden mehrzelligen Papillen können in diesem Falle als Stützen und Sperrhaken dienen. Zu gleicher Zeit schwillt das Ende des Keimlings an und setzt sich mit einem Kranze eng anschließender Haare der Epidermis des Kaktus auf; es hat sich somit die auch sonst bei den Loranthaceen ~~welt~~ verbreitete Haftscheibe gebildet; sie schwillt nunmehr zu einem eikegelförmigen Körper an, der auf seiner Oberfläche dicht mit jenen schief aufwärts gerichteten Papillen bedeckt ist. In dem

Fig. 7. Längsschnitt durch eine ältere Haftscheibe. Erklärung im Text.

Maße nun als jene Haftscheibe sich ausbildet, trocknet das entgegengesetzte apicale oder cotyledonare Ende des Embryos mehr und mehr ab; man erinnere sich, daß es im Grunde des Nucellus- oder Blütenachsengewebes fest angewachsen war, so daß es jetzt bei der Keimung überhaupt nicht herausgezogen werden kann; es wirkt zeitlebens als Saugorgan, welches dem Endosperm Nährstoffe entzieht. Der Zusammenhang zwischen dem Radicular- und dem Kotyledonarende wird schließlich durch Absterben der Zwischenpartie bedingt. In diesem

förmige Warze beliebigen Stellen der Epidermis des Kaktus auf. Aus der Mitte seiner ihm angepressten Unterflächc von ca. 3 mm Durchmesser treten feine, mycelartige Stränge in das Gewebe des Wirtes hinein und in seinem Innern hat sich ein annähernd kugcliger, sehr plasmareicher Meristemkörper gebildet (Textfig. 6). An seiner Basis gehen Neubildungen in der Art vor sich, daß die jüngst gebildeten Meristempartien die älteren darüber befindlichen zu strukturlosen Schichten zusammendrücken; und da dieser Prozess, dessen Einzelheiten an umfänglicherem Material noch zu verfolgen und zu deuten sind, sich mehrfach wiederholt, so ergeben sich mehrere, nach oben konvexe, durch zusammengedrückte Gewebepartien von Uhrglasform abgegrenzte Meristeme (Textfig. 7). Das unterste von ihnen, dem Kaktus aufliegende und durch Saugstränge in ihm verankerte schwillt zu einer konvexen Platte an, welcher schließlich das Radicularende des Keimlings wie eine Klappe aufsitzt, bis es vertrocknet und abfällt (Fig. 3 Taf. V). Der Längsschnitt durch solch abgestoßenes Ende lehrt, daß in seiner Basis sich 1—2 der erwähnten durch zusammengepresstes Gewebe getrennten und jetzt natürlich auch desorganisierten Meristempartien befinden. Die konvexe, im Kaktus wurzelnde Platte ist also endogen in der primitiven Haftscheibe entstanden.<sup>1)</sup> Da ich diesen in Fig. 3 Taf. V abgebildeten Entwicklungszustand nur ein einziges Mal beobachten konnte, so ist eine weitere, an umfänglicherem Material ausgeführte Untersuchung wünschenswert. Die nunmehr folgende und abschließende Entwicklungsstufe habe ich, wie bereits einleitungsweise bemerkt, trotz aller Mühe nicht auffinden können. Sie würde in der Anlage des ersten Stämmchens bestehen, wobei es dahingestellt bleiben muß, ob es aus jener konvexen Gewebeplatte sich erhebt — es wäre dies nicht unmöglich, da blühende Stämmchen nicht allzuselten aus beliebigen Stellen des Kaktus hervorbrechen; jene Gewebeplatte müßte dann durch Desorganisation schließlich verschwinden — oder ob aus ihr nur die intramatrikalen Gewebekörper des Parasiten hervorgehen, die dann ihrerseits die blühenden Sprosse aussenden.

Der intramatrikale Vegetationskörper einer ausgebildeten *Phrygilanthus*-Pflanze besteht aus weissen, Gefäßbündel und Weichbast im Grundparenchym enthaltenden mycelartigen Strängen (Textfig. 8),

---

1) Endogene Bildungen sind bei Parasiten nicht selten; so bei den Balanophoreen und bei den Loranthaceen selbst; conf. Eichler, Blütendiagramme II pag. 551.

welche sich gleitend zwischen den Zellen des Kaktusparenchyms hindurchschieben und es etwas zusammendrücken. Sie sind nahe der Rinde ca. 2 mm dick, werden nach innen dünner und anastomosieren häufig miteinander, bilden also Maschen (Fig. 2 Taf. V) und breiten

Fig. 8. Querschnitt durch einen der intramatrikalen Stränge im Grundparenchym des Kaktus. Vom Hauptstrang zweigt sich ein Seitenstrang ab (unterer Teil des Bildes).

sich mit den Jahren mehr und mehr im Kaktuskörper aus; ja sie treten sogar in seitliche Verzweigungen desselben ein. Im Oktober

roter Spitzen zwischen den dichten Haaren der die Stacheln tragenden Areolen sichtbar werden. Es war nun eine interessante Aufgabe, tatsächlich festzustellen, ob die einzelnen *Phrygilanthus*-Büschel desselben Kaktus unter sich zusammenhängen oder ob jeder Büschel aus einem besonderen Kerne hervorgekeimt ist; a priori wären beide Annahmen zulässig, wenn auch die erste mit größerer Wahrscheinlichkeit als die zweite. Um die Frage zur objektiven Entscheidung zu bringen, müßte man die intramatrikalen Körper des Parasiten aus dem Kaktus isolieren können. Für die gröberen Stränge dieses Körpers hat die Natur oftmals von selbst diese Arbeit getan: In abgestorbenen Kakteen wird jener Körper — im nächsten Kapitel werden wir sehen, auf welche Weise — erhalten und findet sich dann in dem humusähnlichen Mulm, zu welchem das Kaktusgewebe unter der resistenten Rinde zerfällt. Leider aber gehen bei diesem Fäulnisprozess auch die feineren Stränge des Parasiten verloren, und so kann diese natürliche Mazeration für das Detail der uns beschäftigenden Frage uns nichts nützen. Ich habe deshalb die künstliche Mazeration angewandt, indem ich 2—4 dm lange, dicht mit dem *Phrygilanthus* besetzte Cylindersectoren aus dem Kaktus herausschnitt und sie wochenlang in Wasser mazerieren ließ. Wäscht man dann die Präparate unter einem sanften Strahl der Wasserleitung — ein kräftiger Strahl würde unfehlbar alles mit sich reißen —, so erhält man das fädige Gewebe der intramatrikalen Stränge, aber leider ebenfalls ohne die feinsten, am weitesten nach innen liegenden Zusammenhänge; sie werden auch, gleich den Gefäßbündeln des Kaktus, durch diese Mazeration leicht zerstört. Da es mir nun unmöglich schien, auf diesem Wege direkt die gesuchten Verbindungen zu finden, so nahm ich zu indirekten Beweisen ihrer Existenz meine Zuflucht. Zunächst waren alle untersuchten, im Mazerationswasser frei flutenden Enden des Vegetationskörpers, wie die mikroskopische Untersuchung ergab, offen und abgerissen; es fehlten ihnen also die weiter nach innen liegenden Enden. Dieses spricht, allerdings nicht zwingend, für die Möglichkeit einer innenwärts erfolgenden Vereinigung. Ferner beobachtete ich einmal, daß aus der Wundfläche eines quer abgebrochenen Kaktus ein blühender *Phrygilanthus*-Zweig hervorsproßte. Dieser kann der Lage der Sache nach nicht das direkte Ergebnis einer Keimung sein, sondern ist Adventivsproß des intramatrikalen Körpers; was aber hier in dem einen Falle geschieht, kann auch im anderen geschehen, d. h. auch die anderen Blütenbüschel sind Auszweigungen des im Innern sich verbreitenden Stranggeflechtes. Und dazu kommt noch



ein dritter Beweis: die oben erwähnte relative Seltenheit der Keimung steht in diametralem Gegensatz zur Unmenge der neuen Individuen, welche in jedem Frühjahr aus bisher noch nicht besetzten Areolen des Kaktus hervorsprossen. Will man einen Augenblick den teleologischen Standpunkt der Betrachtung zulassen, so müßte es als höchst unzweckmäßig erscheinen, wenn die Vermehrung der Pflanze, die Erhaltung der Art der spärlichen Reproduktion aus Samen überlassen bliebe, während doch die Möglichkeit einer reichen adventiven Sprossung vorliegt. Es darf daher wohl mit Sicherheit angenommen werden, daß die *Phrygilanthus*-Büschel eines Kaktus ein und demselben intramatrikalen Vegetationskörper entstammen; es wäre auch möglich, daß auf einem Kaktus mehrere Kerne des Parasiten zur Entwicklung gekommen wären; dann würden so viel voneinander unabhängige intramatrikale Systeme existieren als Keimlinge sich entwickelten.

Es ist nun eine jedem Beobachter aufgefallene Tatsache, daß die *Phrygilanthus*-Büschel am oberen Rande der die Stacheln tragenden Areolen des Kaktus hervorsprossen (Fig. 2 Taf. V), wenn auch nicht mit solcher Ausschließlichkeit wie die auf unzureichendes Beobachtungsmaterial gegründete Johow'sche Angabe<sup>1)</sup> glauben machen will. Es war bei früheren Ausführungen schon mitgeteilt, daß man den *Phrygilanthus* an beliebigen Stellen der Rinde des Kaktus finden kann, aber freilich sind es seltene Ausnahmen im Vergleich zur typischen Stellung oberhalb der Stachelbündel. Es muß deshalb nach einer Erklärung dieses häufigsten Falles gesucht werden. Was veranlaßt das *Phrygilanthus*-Mycel, jene Orte zu bevorzugen? Es ist zu bedenken, daß jene am oberen Rande der Areolen gelegene Region die der Neubildung ist, in welcher aus meristematischem Gewebe nicht nur neue Stacheln, sondern auch Seitensprosse und Blüten angelegt werden. Es findet demgemäß zu diesen lateralen Vegetationspunkten ein Zuströmen plastischer Stoffe statt und ich stelle mir vor, daß diese Aktivierung plastischen Materiales auch den Stoffwechselvorgängen im intramatrikalen Geflecht des Parasiten Ziel und Richtung vorschreibt. Dafür spricht auch die Tatsache, daß die Neubildungen des Kaktus und seiner Parasiten zur gleichen Zeit, im Oktober, in die Erscheinung treten; ja in einem Falle sah ich sogar den eben hervorgebrochenen Neutrieb des Kaktus schon mit dem Parasiten behaftet.

---

### III. Der Kaktus und der *Phrygilanthus* als Träger von Parasiten und Epiphyten.

Die hochwüchsigen *Cereus*-Kakteen beherbergen nicht bloß den *Phrygilanthus*, dessen Lebensgeschichte im vorstehenden skizziert wurde, sondern dienen einer ganzen Anzahl von tierischen und pflanzlichen Epiphyten und Parasiten zur Unterkunft, mehr als man es diesen gewaltigen, durch ihre oft über dezimeterlangen, kräftigen Stacheln wehrhaft gemachten Gesellen zutrauen sollte; ja vielfach bildet ein alter Kaktus mit der Gesamtheit der von ihm mehr oder minder abhängigen Lebewesen eine interessante Lebensgemeinschaft, eine biologische Einheit. Denn wenn jene nach allen Richtungen starrenden Stacheln zunächst und für viele auch abschreckend wirken, so sind sie doch ein zuverlässiger Schutz für die, welche in ihrem Machtbereich sich anzusiedeln vermochten. Es sei gestattet, etwas ausführlicher diese Erscheinung zu behandeln, da sie uns in direkte Berührung mit der von Thiselton Dyer (l. c.) veröffentlichten Arbeit über das Haustorium von *Phrygilanthus* bringen wird.

Einleitungsweise sei erwähnt, daß die hochaufstrebenden Kaktussäulen in ihren abstehenden Stacheln mehreren Schling- und Kletterpflanzen Stützpunkte geben. So hängen die blütenübersäten Girlanden des *Tropaeolum tricolor*, *T. brachyceras* und des prächtigen *T. azureum* an ihnen sich auf; die strauchige Polygonacee *Muehlenbeckia chilensis* klimmt an ihnen empor, ein *Oxypetalum* hält an ihnen sich fest, und sogar sonst durchaus nicht klimmende oder kletternde Gewächse, wie *Paronychia chilensis* und *Relbunium hypocarpicum*, benutzen die Stacheln, um sich zwischen ihnen über ihre Mitbewerber an das Licht zu erheben. Von Tieren ist mir nur eine Heuschrecke aufgefallen, die sich, zwischen den Rippen des Kaktus sitzend, mit ihren gefleckten Oberflügeln auf der ebenfalls meist fleckigen Epidermis des *Cereus* verbirgt und zugleich dafür Sorge trägt, durch lang und flach ausgestreckte Vorder- und Hinterbeine aus der Furche nicht hervorzuragen. Der Oberfläche des Kaktus sitzen in Form kreisrunder Flecken von grauer oder schwarzer Farbe Pilzmycelien auf, welche eine brandige Zerstörung des Hautgewebes und darunter liegenden Parenchyms bedingen und schließlich durch Wundkork von dem gesunden Gewebe abgegrenzt werden. Leider war die Bestimmung des Pilzes europäischen Spezialisten wegen mangelnder Fruktifikation nicht möglich. Es dürfte wenig ausgewachsene Individuen von *Cereus* geben, welche eine durchaus heile Epidermis besitzen, obwohl diese von kartonpapierartiger Beschaffenheit ist und durch

beträchtlichen Gehalt an Mineralsalzen gut geschützt erscheint.<sup>1)</sup> Im weichen parenchymatischen Innenkörper des Kaktus leben verschiedene Käferlarven, darunter die eines zu den Histerideen gehörigen Tieres<sup>2)</sup>; auf die Tätigkeit solcher Larven sind wohl nun die höchst eigentümlichen, korallenartig verzweigten Körper zurückzuführen, welche man in verfaulten oder mazerierten Kakteen sehr häufig findet. Man hat sich vorzustellen, daß die Larven das weiche Kaktusparenchym ausfressen und daß ihre Gänge durch Wundkork vom gesunden Gewebe abgesetzt werden. Man sieht dann die bekannten parallelepipedischen Zellen des Wandperiderms, welche schichtenweis stark verdickt sind und dann alle Reaktionen des typischen Korkes geben,

W

Fig. 9. Querschnitt von einem Teil eines engen Ganges des Larvengehäuses, mit Umgebung. W Wundkork; davon nach außen das unverletzte Gewebe des Kaktus, nach innen das abgestorbene Gewebe mit einem Gefäßbündel. Siehe den Text.

nur für Wasser leichter durchlässig sind, wie mir Filtrationsversuche bewiesen. Daß Larven im Innern dieser Gehäuse leben, habe ich mehrfach gesehen, aber sind sie die alleinigen Werkmeister? Es ist

1) Die *Cereus*-Kakteen gehören zu den aschenreichsten Pflanzen. Nach einer in den *Annales Univ. Santiago* vol. XVI (1959) pag. 212—219 veröffentlichten Analyse enthält *Cereus chilensis* im frischen Zustand 85,09% Wasser und 14,91% Trockensubstanz; in letzterer sind 16,79% Asche enthalten. — Nach einer im hiesigen Landwirtschaftl. Institut von Herrn J. Rojas ausgeführten Analyse finden sich in der trockenen Epidermis 9,78% Asche, davon 4,16% Kieselsäure und 1,9% Kalk, also in 100 Teilen Asche 42,53 Teile Kieselsäure und 19,42 Teile Kalk.

höchst auffallend, daß man niemals frische, noch nicht von Wundkork abgeschlossene Gänge trifft, in deren Enden, wie sonst bei Käfern üblich ist, die weiterfressende Larve sitzt. Ja man kann sehr häufig stecknadelfeine Gänge beobachten, in denen das Kaktusgewebe mit seinen Gefäßbündeln zwar gebräunt und verschrumpft, also abgestorben, aber noch in situ befindlich ist, Gänge, welche also niemals von einer Larve miniert worden sind (Textfig. 9). Eine im hiesigen bakteriologischen Institut ausgeführte Untersuchung des Inhaltes solcher feinsten Gänge ergab Bakterien — aber als Ursache oder als Folge der Zersetzung des betreffenden Gewebes? Ich habe die Angelegenheit nicht weiter verfolgt, als sich herausgestellt hatte, daß sie der Berührungspunkte mit der Lebensgeschichte des *Phrygilanthus* entbehrte, möchte aber das weitere Studium dieser Angelegenheit den mit bakteriologischen Untersuchungen vertrauten Biologen empfehlen. Manchmal verschmilzt das Gehäuse auf lange Strecken mit der Epidermis des Kaktus oder öffnet sich nach aussen; dann wandern Pilzmycelien ein und auch Spinnen siedeln sich in der Höhlung an.

Wenn ein *Phrygilanthus*-Büschel abstirbt, so werden schließlich auch seine intramatrikalen Saugstränge getötet und dann vom Grundparenchym des Kaktus ebenso durch Wundkork umschlossen, wie es mit den geschilderten Larvengehäusen geschieht. Diesem Umstand ist es zu danken, daß bei der Fäulnis alter Kakteen jene Stränge in Korkgewebe modelliert als Pseudomorphosen von Korkschichten nach Saugsträngen erhalten bleiben, aber natürlich hohl, da ihr eigenes Gewebe ausgefault ist. Es ist nun eine sehr häufige Erscheinung, daß derselbe Kaktus sowohl die *Phrygilanthus*-Büschel trägt als auch von Larvengehäusen durchsetzt ist; man muß suchen, bis man ein Exemplar mit dem einen, mit Ausschluss des anderen, findet. Wenn nun ein Forscher, der nur über geringes Material verfügt, unglücklicherweise ein Stück bekommt, welches sowohl Larvengehäuse als auch abgestorbene *Phrygilanthus*-Körper enthält, so wird er durch die histologische Übereinstimmung des Wundkorks in beiden Fällen sich leicht verführen lassen, ersteres als den intramatrikalen Teil von letzterem anzusehen. Diesen in Anbetracht der absonderlichen Verkettung der Umstände verzeihlichen Fehler hat Th. Dyer resp. der mit der histologischen Untersuchung betraute L. A. Boodle in der eingangs zitierten Arbeit tatsächlich begangen. Was er l. c. Fig. 2 abbildet (. . . the haustorium [thalloid body] of *Loranthus aphyllus* in situ), ist überhaupt nicht der intramatrikale Teil des Parasiten, sondern ein Stück Larvengehäuse; Fig. 3 stellt einen Querschnitt aus



schildkrötenartige, braunrote Körper wie Warzen den *Phrygilanthus*-Zweigen aufsitzen. Der von diesen Pflanzenläusen ausgeschiedene süsse Saft wird von grossen, schwarzen, geschäftig die Kaktusstämme auf- und niedersteigenden Ameisen eifrig aufgesucht. Es wäre möglich, dass die vor den *Phrygilanthus*-Büscheln schwebenden Kolibris weder dem spärlichen, auf dem Scheitel des Fruchtknotens abgeschiedenen Nektar, noch etwaigen in den Blüten vorhandenen (von mir nie bemerkten) Insekten nachgehen, sondern auf die ausserhalb der Blüten befindlichen Tierchen Jagd machen, und dann zur Bestäubung noch weniger beitragen als sie es überhaupt tun. An der Basis der reichverzweigten *Phrygilanthus*-Stöcke bilden die bleichen Raupen von Kleinschmetterlingen (Motten) dichte, weisse Gespinste und sind, trotz des Schutzes, den diese ihnen gewähren, häufig von Schlupfwespen aus der Familie der Chalciden angestochen.

Santiago de Chile, März 1904.

### Erklärung der Abbildungen Tafel V.

- Fig. 1. Standort des *Phrygilanthus aphyllus* bei Tiltill, ca. 50 km nördlich von Santiago.
- „ 2. Ein Stück Epidermis von *Cereus chilensis* mit *Phrygilanthus*. Der extramatrikale Stengel (punktiert) ist über der Basis abgeschnitten; der intramatrikale Körper ist grau getuscht: bei  $\times \times$  Anastomosen. — Mazera-  
tionspräparat eines abgestorbenen Exemplars.
  - „ 3. Die Neubildungen unter der dem Abfallen nahen Haftscheibe. *E* Epidermis des Kaktus mit Sclerenchymzellen im Parenchym; *S* Saugwurzeln des Parasiten.
  - „ 4. Sector aus dem Querschnitt der Frucht. Die mit Alkanna sich färbenden Zellen sind rot, die Viscinzellen grau gezeichnet. *AB* Rindenschicht; *BC* Viscinschicht; *CD* die innere die Gefässbündel enthaltende Schicht; *DE* stärkehaltiges Endosperm; *EF* Embryo.

### Über Zwitterblüten bei *Juniperus communis*.

Von Otto Renner München.

Hierzu 3 Textfiguren.

Während bei Abietineen zweigeschlechtige Zapfen gar nicht selten beobachtet werden, war bisher von den Cupressineen nur ein einziger derartiger Fall bekannt, von der Gattung *Juniperus* überhaupt keiner. Der Grund hiefür liegt wohl nur in der Kleinheit der Blüten,



sten Sporangien der männlichen Blüte, die von keiner Staubblattspreite mehr bedeckt sind, befinden sich ja in derselben Lage, augenscheinlich ohne Schaden zu nehmen. Die Verhältnisse an der Zwitterblüte sind illustriert durch die Figuren 2 und 3. In Fig. 2 sieht man, wie sich ein Staubblatt zwischen die beiden nächstoberen einklemt und deren Pollensäcke zusammenschiebt, so daß sie weit vorquellen. Auf dem medianen Längsschnitt, Fig. 3, sind an einem Staubblatt zwei hintereinanderstehende Pollensäcke getroffen, was bei der männlichen Blüte ausgeschlossen ist.

Wenn die normalen Blüten bestäuben und in den Zwitterblüten die Samenanlagen reif sind, sind hier die Pollensäcke noch klein,



Fig. 1.



Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 1. Unbestäubt gebliebene Zwitterblüte mit reifen Pollensäcken in der Achsel eines Stengelblattes. — Fig. 2. Bestäubte Blüte mit vergrößerten Fruchtschuppen. — Fig. 3. Medianer Längsschnitt durch eine Blüte mit reifen Samenanlagen und unreifen Pollensäcken; *st* bedeutet sterile Schuppe, *w* Wulst am Staubblatt, *ps* Pollensack, *fr* Fruchtschuppe.

grünlich; ihre Wandzellen lassen nichts von der charakteristischen Membranverdickung erkennen, in den Pollenmutterzellen sind die Teilungen eben erst vollendet, teilweise noch im Gang. Es liegt also ausgesprochene Proterogynie vor, die Selbstbestäubung ausschließt. Fast 14 Tage später erst ist der Pollen reif; die Pollenkörner haben normale Größe, gekörnte Exine, enthalten auch Stärke, doch in sehr geringer Menge. Die Pollensäcke, deren Wand jetzt vollkommen ausgebildet ist, öffnen sich zum größten Teil, wenn auch nicht alle, und meist nicht der ganzen Länge nach. Aber der Pollen kann seine Funktion nicht erfüllen, weil längst keine empfängnisfähigen Samen-



anlagen mehr da sind. Und nicht nur das; es zeigt sich jetzt auch, daß wenige der Zwitterblüten bestäubt worden sind — ob Bestäubung erfolgt ist, ersieht man ja leicht an den vergrößerten Fruchtschuppen und an der die Mikropyle verschließenden Wucherung des Integuments —, trotzdem ein reichblühender männlicher Strauch an den zweigeschlechtigen anstößt. Es scheint, daß die breiten, eng zusammenschließenden obersten Staubblätter dem anfliegenden Pollen den Zugang zu den Samenanlagen in der Regel verwehren (vgl. Fig. 3). Tatsächlich ist bei Betrachtung der Blüten von oben gewöhnlich von den Fruchtschuppen und Samenanlagen nichts zu sehen. An den spärlichen vorjährigen Beeren findet man regelmäßig einige Schuppen noch mit den Resten der Pollensäcke behaftet.

Man könnte sich fast versucht fühlen, in der beschriebenen Mißbildung einen verspäteten tastenden Schritt auf dem Wege zu sehen, der in forner Zeit zur Gestaltung des bei den höheren Phanerogamen konstant gewordenen Blütentypus geführt hat. Die Zwitterblüte des Wacholders ist ja, abgesehen von der Stellung der Samenanlagen,<sup>1)</sup> geradezu das Idealschema einer hermaphroditen Angiospermenblüte, wenn man den untersten zweigliedrigen Wirtel als Vorblattpaar, die nächsten sterilen Blattkreise als Andeutung einer Hülle nimmt und die Verwachsung der Karpelle als früher eintretend sich vorstellt. Ganz merkwürdig wird der Fall noch durch das Hinzutreten der Proterogynie, in der wir bei den Angiospermen doch kaum einen ursprünglichen Entwicklungsmodus zu erblicken haben. Aber die Erfahrungen über die Verwendung, die als Anamorphosen angesprochene Mißbildungen in der vergleichenden Morphologie gefunden haben, sind derart, daß es geraten erscheint, mit der Ausdeutung teratologischer Erscheinungen sehr vorsichtig zu sein, solange eine sichere Entscheidung unmöglich ist, was den Wert einer Anamorphose hat und was nicht — ganz abgesehen davon, daß man im vorliegenden Falle eigentlich von einer Promorphose sprechen müßte.

1) Beiläufig sei darauf hingewiesen, daß sich hin und wieder weibliche Blüten mit sechs Fruchtschuppen in zwei alternierenden Kreisen finden, von denen die des unteren Wirtels in ihren Achseln je zwei Samenanlagen tragen. (Vergl. Parlatores, *Flora italiana* IV, 1867.) Solche Blüten wurden ebenfalls bei Bees-  
haupt beobachtet, doch sehr vereinzelt an sonst normalen Sträuchern.

# Über die Bedingungen der Farbbildung bei *Fusarium*.

Von Ernst A. Bessey.

Die zahlreichen Untersuchungen, welche sich mit den Farbstoffen der Pilze und Bakterien befassen, haben zumeist nur die chemische Erforschung der Pigmente zur Aufgabe oder begnügen sich damit, das Auftreten von Farbstoffen bei irgendwelchen Formen zu konstatieren. Die Frage nach dem Einfluß äußerer Bedingungen auf die Farbstoffproduktion hat bisher verhältnismäßig wenig Bearbeiter gefunden; ganz besonders gilt das für die Farbstoffe der Pilze, mit welchen wir es im folgenden ausschließlich zu tun haben werden.

Bevor wir uns unserer Aufgabe, bei einigen *Fusarien* die Bedingungen der Farbstoffbildung näher zu erforschen, zuwenden, wollen wir einen Blick auf die einschlägigen Arbeiten früherer Autoren werfen.

## I. Frühere Untersuchungen.

Schacht (56, s. auch 63, S. 446)<sup>1)</sup> erwähnt die Anwesenheit violett gefärbter Hyphen von *Fusisporium solani* Mart., dem Erreger der Kartoffelfäulnis. Die farbigen Hyphen des Pilzes finden sich nicht im Stadium der sog. nassen Fäulnis, sondern umschließen die trockenen Höhlungen, welche durch die Fäulnis in den Knollen verursacht werden. Die Stärkekörner werden von den pigmenthaltigen Hyphen durchbohrt und zum Teil aufgelöst. Der Farbstoff wird innerhalb der Hyphen gebildet. Die gefärbten Hyphen können zu farblosen, roten oder gelben Hyphen auswachsen.

Im Jahre 1890 beschrieb Harz (90) einen neuen Pilz, *Physoomyces heterosporus* n. g. et n. sp., der in Wirklichkeit eine Spezies von *Monascus* ist. Der Pilz wurde in den Glyzerinpfannen einer Licht- und Seifenfabrik gefunden. Er wuchs in einer Flüssigkeit, deren Glyzeringehalt zwischen 35 und 76,8 % und deren Aschegehalt zwischen 2,4 und 3,1 % schwankte und deren Temperatur, gewöhnlich von 32,8° bis 34,6° C., bei Zuführung neuen Glyzerins vorübergehend auf 50° bis 60° stieg. In diesem rohen warmen Glyzerin waren die Massen des Mycels dunkelbraunrot, stellenweise karmin-

---

1) Die vollständigen Titel finden sich in der Literaturübersicht am Ende der Abhandlung. Das Jahr der Herausgabe des Werkes (mit Weglassung der ersten beiden Ziffern) wird im Texte zugefügt werden, um verschiedene Werke desselben Verfassers unterscheiden zu können.

bis rosarot. Die Farbe wird geliefert von einem Stoff, der in den Hyphen enthalten ist und den Harz Physomycin nennt. Als der Pilz künstlich gezüchtet wurde, brachte er den Farbstoff hervor sowohl in Lösungen, die gereinigtes, wie in denen, die rohes Glyzerin enthielten. In festen Medien wurde die Farbe nicht so reichlich hervorgebracht wie in flüssigen.

Ferner werden die Malzkörner manchmal von einem Pilz befallen, der eine mehr oder weniger rote Farbe annimmt. Klein (92) hat diesen Pilz, der in enger Verwandtschaft mit „*Fusarium graminearum*“ stehen soll, einem eingehenden Studium unterzogen. Isoliert und gezüchtet kam er auf fast allen Nährböden fort, besonders gut jedoch auf stärkehaltigen. Nur auf Medien, die Kohlehydrate enthielten, wurde die Farbe hervorgebracht. Der rote Farbstoff findet sich in den Hyphen. Sauerstoff schien zu seiner Erzeugung notwendig zu sein, denn das submers in der Nährflüssigkeit erwachsene Mycel blieb stets farblos. In einem flüssigen sowie in einem gelatinehaltigen Nährboden quollen die Zellenmembranen des eingetauchten Mycelteils und werden gelblich und gallertartig. Der Teil des Mycels, der bisher nur schwach rot gefärbt ist, wird bei Erwärmung in Wasser dunkelrot. Klein schreibt (l. c. pag. 40): „Das schwach tingierte Mycel wird dunkelrot . . . , was seine Erklärung darin finden dürfte, daß die vorhandenen leicht flüchtigen Säuren, die eine kräftigere Entwicklung der roten Farbe unterdrücken, schon bei Erwärmung des Wassers auf etwa 80° C. entweichen.“<sup>1)</sup>

Costantin (93) beschreibt einen Pilz, *Eurotiosis Gayoni*, der auf Stärkekleister eine rote Färbung hervorbringt. In Traubenmost bildet er ein dickes, rosaweisses, hie und da blutrotes Mycel. Auf Kartoffel wächst er spärlich und gewöhnlich farblos. Im Most entstehen stark gefärbte Perithezien, auf Kartoffel weisse.

Laborde (96) unternahm eine gründliche Untersuchung der Physiologie desselben Pilzes. Gut gedieh der Pilz auf Nährböden, die ausser den nötigen Mineralstoffen und Stickstoffverbindungen (Ammoniumsalze oder Nitrate) noch einen der folgenden Stoffe enthielten: Kohlehydrate wie Stärke, Dextrin, Invertzucker, Glukose, Levulose, Rohrzucker, Milchsucker, Invertmilchsucker, Galactose und Trehalose. Minder ergiebig fiel das Wachstum aus bei Zugabe von Amygdalin,

1) Ich benutze hier die Gelegenheit, Herrn Prof. D. M. Holrung, Direktor der Versuchstation für Pflanzenkrankheiten der Landwirtschaftskammer für die Provinz Sachsen, der mir das schwer zugängliche Werk besorgte, hierdurch



suchte Material von demselben Pilz aus Formosa. Der Farbstoff ist in dem Protoplasma enthalten, nicht in dem Zellsaft der Hyphen; in diesem ist er offenbar gleichmäßig verteilt, und es erscheinen erst beim Absterben der Zelle gefärbte Körner in den Zellen. In demselben Faden sieht man rote und farblose Zellen miteinander wechseln. Untergetauchtes Material bleibt durchweg farblos — anscheinend infolge Sauerstoffmangels, da es nach Berührung mit Luft sich nachträglich rötet. Totes farbloses Material wird an der Luft nicht mehr rot. Der Pilz lebt durchaus nur aërob. Die Zusammensetzung des Nährbodens hat auf die Entwicklung der Farbe nur indirekten Einfluß; je kräftiger das Wachstum, um so intensiver die Pigmentbildung.

Ein weiteres, gut untersuchtes Beispiel für Farbstoffbildung bei Pilzen liefert der Erreger einer viel gefürchteten Krankheit der Baumwollpflanze, des „cowpea“ (*Vigna catjang*) und der Wassermelone. Auf seine Konidienbildung hin ist der Pilz zur Gattung *Fusarium* zu stellen, seine Ascosporenfrucht erweist seine Zugehörigkeit zu *Neocosmospora vasinfecta*. Er bringt auf verschiedenen Nährböden einen roten Farbstoff hervor, besonders auf gekochtem Reis.

„On neutral or acid media“, sagt E. F. Smith (99), „in the presents of free oxygen and of starchy foods — e. g. potato, bread, rice, tapioca, wheat, hominy, cucumber agar etc. — this fungus develops in the substratum a series of the most brilliant colors, which are then absorbed by the hyphae. These hues include many shades of pink, red, purple, and violet, and in some of the substrata — e. g. bread or boiled rice — are particularly brilliant, changing gradually from shades of purple and rose color into the deepest crimson.... During the development of this pigment the substratum becomes intensely acid (mostly  $\text{CO}_2$ , but some lactic acid...). If, however, alkaline substances (caustic lime, carbonate of soda etc.) be added to the substratum in advance, so as to neutralize the acid or acids as fast as formed, no color is developed, the fungus remaining snow white, as in the vessels of the melon plant. If less alkali be added, the colors appear gradually after a time, which is longer or shorter according to the amount added.“

Van den Dries (97) berichtet über einige Erfahrungen mit *Fusarium hordei*. Er findet, daß auf stärkereichen Nährböden die dem Substrat unmittelbar aufliegenden Mycelteile eine rosenrote Färbung annehmen. Bei günstigen Medien, wie z. B. Brot getränkt mit Raulin's Nährlösung, ist die Färbung lebhafter und wird scharlach-



untersucht und von allen derselbe Pilz isoliert. Die kranken Pflanzen wurden von mir in Golodnaja Step in Turkestan im September 1902 gesammelt, nachdem Herr Graebner, der Direktor der dortigen Versuchstation, meine Aufmerksamkeit auf sie gelenkt hatte. Die infizierten Exemplare fielen auf durch ihren welken Zustand, ebenso wie die von der „wiltdisease“ befallenen Vigna- und Baumwoll-exemplare (*Neocosmospora vasinfecta*). Man traf sie gewöhnlich gruppenweise, zonenweise an Größe zunehmend, derart, daß die am Rande stehenden Pflanzen gerade anfangen zu welken und die am Mittelpunkt stehenden bereits abgestorben waren. Auf Stengelquerschnitten von kranken Pflanzen fallen — wie bei der wiltdisease — die geschwärzten Gefäßbündel auf. Der untere Teil der abgestorbenen Stengel ließe unter der Epidermis eine lachsfarbene oder weißliche Schicht erkennen, die, wie das Mikroskop lehrte, aus Mycel bestand. Der im Innern der Wurzeln gefundene Pilz wurde auf künstlichen Böden fort kultiviert; er zeigte große Ähnlichkeit mit *Neocosmospora vasinfecta* Smith. Drei Sporenformen sind vorhanden — Mikrosporen (das *Cephalosporium*-Stadium), Makrosporen (das *Fusarium*-Stadium) und Chlamydosporen —, die sich weder in Größe noch Aussehen von denen der *Neocosmospora* unterscheiden. Vorliegendender Pilz ist wahrscheinlich identisch mit der von Jacewski (03) auf erkrankten Sesampflanzen aus Turkestan gefundenen und als *Neocosmospora vasinfecta* Smith beschriebenen Form.

2. Stücke des kranken Sesamstengels wurden in eine Feuchtkammer übertragen, wo sie sich nach wenigen Tagen mit einem weißen, baumwollartigen Mycelüberzug bedeckten. Aus diesem wurde ein Pilz isoliert, der morphologisch von dem vorhergehenden nur dadurch zu unterscheiden war, daß er niemals die sclerotiumähnlichen pseudoparenchymatischen Massen entwickelt, die bei Kultur auf Stengelstücken von *Vicia faba* von dem anderen, zuerst genannten Sesampilz nicht selten gebildet werden. Physiologisch unterscheiden sich die Pilze dadurch, daß der erste sehr schnell in der Sonne orangegelb wird, während dieser Prozeß bei dem zweiten Pilz langsamer und weniger intensiv vor sich geht. Bei den meisten Nährböden aber erzeugt der zweite Pilz den roten Farbstoff reichlicher als der erste. Es ist unmöglich ohne Berücksichtigung dieser physiologischen Merkmale zu entscheiden, ob der von Jacewski beschriebene Pilz zu der ersten oder zweiten Form gehört. Wahrscheinlich ist er mit dem ersten identisch, da Jacewski seinen

fahrungen auf diese Weise nur die zuerst beschriebene Form gewonnen wird.<sup>1)</sup> Da sich ohne Infektionsversuche nicht entscheiden läßt, welche von den obenerwähnten zwei Pilzen der Sesamparasit ist oder ob vielleicht beide leicht modifizierte Formen derselben Spezies sind, wird der aus dem Innern des Stengels isolierte Pilz der a-Pilz, und der vom Äußeren des Stengels stammende der b-Pilz genannt. Gleichzeitig mit dem letzteren trat in den Kulturen in der Feuchtkammer fast immer eine Spezies von *Melanospora* mit ähnlichem Mycel auf, die jedoch weder zu dem a- noch zu dem b-Pilz als Askosporenstadium gehörte.

3. und 4. *Neocosmospora vasinfecta* (Atk.) Smith und *N. vasinfecta* var. *nivea*. Smith, die Pilze, welche die Krankheiten der Baumwollpflanze und der Wassermelone verursachen. Material von diesen Arten wurde mir in Reinkulturen von W. A. Orton (Washington) gütigst zur Verfügung gestellt.

5. *Fusarium culmorum* (W. Sm.) Sacc., das ich von den mit dem sog. „wheat-scab“ befallenen Weizenähren isolierte, die mir mein Vater aus Nebraska zusandte. Diese Krankheit wird oft auf *Fusarium roseum* zurückgeführt, wird aber wahrscheinlich durch *F. culmorum* verursacht.

## 2. Die von den Pilzen erzeugten Farbstoffe.

### A. Vorkommen.

Bei dem a- und b-Pilz wie den *Neocosmospora*-arten wird der Farbstoff innerhalb der Hyphen gebildet. Gewöhnlich werden nur die dem Substrat aufliegenden oder in seiner nächsten Nähe befindlichen Hyphen gefärbt: in Kulturen auf gekochtem Reis erscheint die Farbe in den Hyphen, die im äußeren Teil der Reiskörner oder unweit der Körneroberfläche liegen. Die Hyphen, die in einigem Abstand von den Körnern eine lockere oder dicht geflochtene Mycelmasse bilden, sind meist farblos. Hie und da kommen gefärbte und farblose Zellen in derselben Hypha vor. Im Zentrum der Zellen liegen schwach oder stark gefärbte Tropfen, die namentlich in sterbenden Zellen das Aussehen eines festen Körpers annehmen. Der Farbstoff liegt nicht

---

1) W. A. Orton, dem ich einige Proben zusandte, impfte mit dem von ihm aus dem Inneren der Stengel isolierten Pilz einige Sesampflanzen mit positivem Erfolg. Kontrollversuche, worin statt des Sesampilzes Kulturen von *Neocosmospora* benutzt wurden, fielen negativ aus. Eigene Versuche in Halle mißglückten, da die Kontrollpflanzen auch auf sterilisiertem Boden von anderen Pilzen befallen wurden und eingingen.





verwandelt sich die Farbe in Rot, bevor sie sich löst. Lösungen von verschiedenen Salzen in absolutem Alkohol können, auch wenn sie alkalisch reagieren, die blaue Farbe ebenfalls lösen. Leicht löslich ist die Farbe in essigsaurem und ameisensaurem Ammonium und Kalium, schwerer in salpetersaurem Ammonium, unlöslich ist sie in salzsaurem und Kohlensäurem Ammonium. In Abwesenheit von einem jener Salze wird der Farbstoff aus einer sauren Lösung durch Alkalien gefällt. Am leichtesten und schnellsten läßt sich der Farbstoff durch Kultur des Pilzes auf Reis gewinnen. Aus Kulturen, die durch das erste Stadium von Blafs- und Scharlachrot gegangen sind und violett zu werden anfangen, liefert ein Teil des Farbstoffes beim Zerreiben oder beim Liegen in starkem Alkohol eine tief weinrote Lösung, während der Reis blau bleibt. Bei den jüngeren Kulturen, die noch blafs- oder scharlachrot sind, wird nur sehr wenig Farbstoff aufgelöst, der Reis bleibt rot. Beim Kochen erscheint eine tief weinrote Lösung, und der Reis wird blau. Beim Kochen der Kultur in Wasser geht die Farbe des Reises von Rot zu Blau über, da die von Pilz produzierten Säuren dabei sich verflüchtigen. Das Wasser bleibt farblos. Das dunkel scharlachrote Mycel einer schwefelsäurehaltigen Nährlösung wird, nach gründlicher Waschung, bei anhaltendem Kochen in Alkohol blau, während der Alkohol rote Farbe annimmt. Der blaue Stoff, der nach dem Kochen mit Alkohol oder Wasser zurückbleibt, ist unlöslich in Wasser, Methyl-, Äthyl-, Amyl- oder Propylalkohol, Chloroform, Benzol, Äther, Xylol, Petroleumäther, Bergamotöl, alkoholischem Ätzkali oder wässriger Sodalösung, löslich dagegen in Säuren (außer  $\text{CO}_2$ ), welche das Blau in Rot verwandeln. Der blaue Farbstoff bildet in gesättigter alkoholischer Lösung von essigsaurem Kali eine violette Flüssigkeit. In Alkohol, der mit Essig- oder Ameisensäure angesäuert ist, entsteht von dem im Reis zurückbleibenden Farbstoff eine Lösung von gleichen Eigenschaften wie beim Kochen des Reises in Alkohol. Neutrale oder schwach(organisch-)saure Lösungen des roten Farbstoffes liefern am Licht nach mehreren Tagen einen blauen Niederschlag; mit Schwefelsäure tritt die Umwandlung nicht ein. — Alle diese Versuche zeigen, daß das nach Extraktion mit Alkohol im Reis zurückbleibende Pigment nur die alkalische Form des roten ist.

Die alkoholische Lösung der roten Farbe zeigt kein sehr charakteristisches Spektrum. Rot und ein Teil von Orange werden in einer 13 mm dicken Schicht gar nicht, Blau etwas, Gelb und Grün noch mehr, und Violett gänzlich absorbiert. In einer 30 mm dicken Schicht



auf den Farbstoff ein, wobei Ammoniak im Überschuss die Bildung eines blauvioletten Niederschlags bewirkt; ein grosser Anteil des Farbstoffes bleibt aber in Lösung und die Flüssigkeit wird violettrot. Soda und Natronlauge bilden unter gleichen Umständen einen rotvioletten Niederschlag, nur geringe Farbstoffmengen bleiben gelöst; mit den entsprechenden Kaliverbindungen ist der Niederschlag anscheinend schwächer rot — d. h. reiner violett — und die Lösung nicht so stark gefärbt. Diese violetten Lösungen werden nach Zusatz von Säure rot und bei Zusatz von Alkalien wieder violett. Bei Behandlung der oben erwähnten sauren alkoholischen Lösung mit Kupfer- und Quecksilberoxyd verschwindet die Farbe; im ersteren Falle wird sie vielleicht niedergeschlagen, im zweiten Falle wahrscheinlich oxydiert. Kupfersulfat ruft einen blauen Niederschlag hervor, die Flüssigkeit bleibt blau. Bei Überschuss von Zinkstaub bildet sich nach einiger Zeit ein violetter Niederschlag, die Flüssigkeit wird blafsrot. Magnesiumoxyd gibt einen violetten Niederschlag. Essigsaures Blei bringt nach mehreren Stunden den Farbstoff in Form rötlicher amorpher Körper zur Ablagerung; einmal sah ich rote nadelförmige Kristalle entstehen. Die Flüssigkeit über dem ungelösten essigsauren Blei, das im Überschuss zugefügt wurde, ist rot, so lange sie sauer bleibt; macht man sie alkalisch, so wird sie blaugrün. Zinnoxid, Koffein, Strychnin und Chloralhydrat brachten keine Veränderung in der sauren alkoholischen Lösung hervor.

Aus den angeführten Reaktionen geht mit grosser Wahrscheinlichkeit hervor, dass die rote Form des Farbstoffes eine Säure ist, die mit verschiedenen Basen verschieden gefärbte, blaue oder violette, in starkem Alkohol unlösliche Salze bildet. Vielleicht entsteht dieser Farbstoff erst in Verbindung mit einer Proteidsubstanz — einer Art Chromogen —, von der er später durch die Wirkung des Pilzes selbst oder beim Kochen mit Alkohol oder Wasser sowie durch Behandlung mit starken Säuren oder Alkalien freigemacht wird. Die Bildung eines blauen oder violetten Niederschlages in Lösungen, die dem Sonnenlicht ausgesetzt sind, erklärt sich vielleicht durch die Zerspaltung der in der Lösung vorhandenen Salze organischer Säuren, mit deren Basen das saure Pigment sich bindet.

Smiths Behauptungen (99 pag. 21): „It would seem, therefore, that two colors may be present — a blue and a red — the latter soluble in alcohol and easily destroyed by light and by caustic potash and soda, the former insoluble in alcohol, more resistant to light and

unaffected by alkalies", sind hiernach nicht zutreffend. Sein Irrtum läßt sich darauf zurückführen, daß, wie wir gesehen haben, beide Farbstoffe nur Säure- und Salzform desselben Pigments darstellen: die von ihm angeführte Zerstörung des roten Farbstoffes durch Licht und durch Natron- und Kalilauge war wahrscheinlich nur seine Verwandlung in das unlösliche Salz. Wenigstens verhielt sich das von mir zum Vergleich herausgezogene Pigment des Wassermelonenspilzes genau wie das der a- und b-Sesampilze.

Der aus den genannten Pilzen gewonnene Farbstoff hat mancherlei Züge mit anderen organischen Farbstoffen gemeinsam. Zunächst wird an Orcein (s. Schmidt 89 pag. 1402) zu denken sein. Von diesem unterscheidet sich das Pilzpigment dadurch, daß Orcein in Wasser etwas löslich ist und leicht löslich in wässrigen Lösungen der Ätzalkalien, einschließlic Ammoniak. Von Lakmus unterscheidet es sich dadurch, daß es leicht löslich in Alkohol ist und seine mit alkalischen Metallen gebildeten Salze in Wasser unlöslich sind. Ferner ist keiner der von Zopf studierten Farbstoffe (89 und 90 pag. 143—163) mit unserer Substanz identisch. Die Telephorsäure nähert sich am meisten, unterscheidet sich jedoch von ihr dadurch, daß jene unlöslich in Äther, Chloroform, Benzol, konzentrierter Schwefel- und konzentrierter Salzsäure ist. Die Telephorsäure wird gelb durch die Wirkung von Ätzkali. — Der rote Farbstoff von *Fusarium hordei*, den van den Dries (97 pag. 442) untersuchte, wird rot mit Säuren und violett mit Alkalien; er ist aber sowohl in Alkohol wie in Chloroform unlöslich. Der Farbstoff von *Aspergillus purpureus*, den derselbe Verfasser beschrieb (l. c. pag. 443), hat Ähnlichkeit mit unserem Farbstoff, ist aber in konzentrierter Schwefelsäure unlöslich. Die Pigmente von *Monascus purpureus*, namentlich  $\alpha$ - und  $\beta$ -Oryzaerubin (Went 95, Uyeda 02, Boorsma 95 und Prinsen Geerligs 95), sind in Ammoniak resp. Natronlauge löslich. Sie geben keine Farbenveränderung mit Alkalien, außer daß die Ammoniaklösung des  $\alpha$ -Oryzaerubin grün fluoresziert. Starke Schwefelsäure gibt eine rotbraune starke Salz- und Salpetersäure, eine orangenrote Lösung, aus der das rote Pigment sich allmählich unverändert ausfällt. Der Farbstoff von *Eurotiosis Gayoni* (s. Laborde, 96) ist wenig löslich in Wasser; mit kohlensaurem Kalium oder Soda wird er gelb, wird aber bei Zusatz von Säure (auch Kohlensäure) wieder rot. Das Physomycin von Harz (90) wird gelb durch die Wirkung von Natron- und Kalilauge wie von Salz- und Schwefelsäure. Die rote alkoholische Lösung



forschen. Sowohl die in der Literatur vorliegenden Angaben als auch die soeben mitgeteilten chemischen Reaktionen legen es nahe, den Einfluß folgender Faktoren:

- a) der chemischen Zusammensetzung des Nährbodens,
- b) der Reaktion des Nährmediums (Alkaleszens resp. Acidität),
- c) des osmotischen Druckes,
- d) der Gegenwart von Luft (Sauerstoff),
- e) der Temperatur und
- f) die Wirkung giftiger Stoffe

zu prüfen.

- a) Chemische Zusammensetzung des Nährbodens.

Die uns interessierenden Pilze sind hinsichtlich ihres Nährmaterials wenig wählerisch und können fast als omnivor bezeichnet werden. Als Stickstoffquellen können Nitrate wie organische Stickstoffverbindungen dienen. Bei der Merzähl meiner Versuche wurden die nötigen mineralischen Stoffe und Stickstoff in Form einer schwachen 0,2proz. Knop-Lösung geliefert.<sup>1)</sup>

Bei Anwendung dieser mineralischen Lösung gediehen beide Pilze gut, wenn ihnen eins der folgenden genannten Kohlehydrate geboten wurde:

**Monosacchariden**

Arabinose

Glukose (Dextrose)

Levulose

Galactose

**Disacchariden**

Rohrzucker

**Trisacchariden**

Raffinose

**Polysacchariden**

Gelose (in Agar enthalten)

Stärke (sowohl löslich als unlöslich)

Cellulose (Filterpapier).

Die Farbstoffproduktion fiel auf diesen Medien bei beiden Pilzen derart aus, daß gewöhnlich nur an den Rändern der Flüssigkeit in Berührung mit der Luft rote Farbe entstand, die manchmal einen Stich ins Violette zeigte.

Der Grad der Färbung und die Nuancen wechseln bei den verschiedenen Zuckern:

Arabinose: Farbe gering, rosa.

Glukose: Farbe oft reichlich, besonders bei dem a-Pilz, zuerst gewöhnlich dunkelrot, bald violett oder blauschwarz.

Levulose: a-Pilz, carmoisinrote Flecke; b-Pilz, Experiment zufällig mißglückt.

Galactose: a-Pilz, Experiment zufällig mißglückt; b-Pilz, violettfarbige Streifen am Rande der Flüssigkeit.

Rohrzucker: ungefähr wie Glukose.

Raffinose: rosa bis violett gefärbte Streifen am Rande der Flüssigkeit.

Gelose: in salzhaltigem Agar zeigte der a-Pilz ein schwaches Wachstum und bildete schließlich ein violettes Pigment, das in Blau überging, sobald der Nährboden alkalisch wurde.

Stärke: rosa gefärbte Flecke.

Cellulose: auf gewöhnlichem stärkefreiem, mit Knop'scher Lösung getränktem Filtrierpapier bildeten beide Pilze eine dichte Schicht von Mycel mit violettblauen Streifen. Auf schwedischem, in Wasser untergetauchtem Filtrierpapier gediehen die Pilze, bildeten aber keine Farbe.

In folgenden mehr- (3-, 4-, 5- und 6-) wertigen Alkoholen wuchsen beide Pilze: Glyzerin, Erythrit, Adonit, Mannit. Das Gedeihen in Erythrit war nur spärlich. In Glyzerin und Mannit erschien die rote Farbe bei beiden Pilzen, in Erythrit beim b-Pilz allein. Die Versuche mit Adonit wurden zufällig am 10. Tage zerstört; die Pilze waren darin noch farblos.



liefsen fast durchweg keine Pigmentbildung aufkommen. Nur auf zwei von ihnen wurde der b-Pilz farbig:

Bernsteinsaures Calcium, violette Streifen am Rande der Flüssigkeit;

Essigsaures Calcium, ebenso wie das vorige.

Auf Säuren verhielten sich die Pilze wie folgt:

Apfelsäure, scharlachrot.

Zitronensäure, „

Weinsäure, „

Palmitinsäure, blauviolette Farbe bald blau werdend.

Palmitinsäure ist in Wasser unlöslich; das als Suspensionsmedium dienende Wasser erweist sich daher bei der Lakmusprobe neutral. Beide Pilze sind imstande die feinen suspendierten Teilchen der unlöslichen Säure anzugreifen.

Als Vertreter der cyclischen Reihe wurde Chinasäure versucht. Die angewandte 1-proz. Lösung war so sauer, daß das Wachstum anfangs etwas gehemmt wurde, später bei abnehmender Acidität ge-

alkalisch. Noch vorher auf deutlich saurem Medium erzeugten beide Pilze scharlach- bis rosenrote Flecke.

Bei den bisher geschilderten Versuchen wurde der Stickstoff den Pilzen in Form von Nitraten oder Ammoniumsalzen geboten. Weiterhin wird zu prüfen sein, wie die Ernährung mit Amiden, Imiden und Eiweißkörpern auf die Pilze und ihre Farbstoffproduktion wirkt. Mit Pepton, Glykokoll und Asparagin wurden für beide (a und b) Pilze Versuche angestellt, mit Albumin (aus Eiern) Casein, Legumin, Fibrin, Nuclein, nucleinsaurem Natrium und Kreatin wurde nur der a-Pilz untersucht.

Es ergab sich dabei folgendes: Das Wachstum war auf nucleinsaurem Natrium und Kreatin sehr schwach, auf Asparagin etwas besser, in den andern gut. Auf Lecithin und asparaginsaurem Natrium liefs sich überhaupt kein Wachstum konstatieren.

Bei keinem dieser Stoffe wurde die rote Farbe erzeugt. Alle Nährböden wurden durch Abspaltungen von Aminen und Ammoniak stets alkalisch. Auch wenn man das Mycel dieser Kulturen auswäscht und es in einer feuchten Kammer oder in destilliertem Wasser beläfst, bleibt es farblos. Bringt man aber das ausgewaschene Mycel in eine Glukoselösung, so bildet es nach einigen Stunden (24—48) roten oder violetten Farbstoff. Bemerkenswert ist, dafs die Stoffe, in denen die Farbe sehr reichlich hervorgebracht wird, teils selbst schon sauer sind (Säuren) oder die Säureproduktion seitens des Pilzes fördern (Kohlehydrate und verwandte Stoffe). Doch muß bemerkt werden, dafs auch diese Lösungen schliefslich sämtlich alkalisch werden — wahrscheinlich durch die Zersetzung der Salze in der Knop-Lösung und die Bildung von kohlensaurem oder doppelt-kohlensaurem Kalium. Eine Ausnahme von dem gewöhnlichen Verhalten machten Kulturen mit ammoniakhaltigen Verbindungen oder ihren Ableitungen, in welchen die Pilze farblos blieben, obwohl bei saurem apfelsaurem Ammonium sich der Säuregehalt viele Tage lang anhielt.

Alle bisher geschilderten Kulturen wurden gewonnen mit einer Kombination von Knops Nährsalzen und einem der oben genannten Stoffe. Um nun die spezifische Wirkung der einzelnen Stoffe näher zu erkennen, und um zu finden ob beispielsweise das Ausbleiben der Farbstoffbildung auf gewissen Stoffen durch die chemischen Qualitäten des Stoffes selbst bedingt wird oder nur auf irgendwelche durch sie bedingte Nebenumstände in der Versuchsanstellung (Änderung in Reaktion etc.) zurückzuführen ist, wurde es nötig, Kulturen mit mehr

als einem der genannten Nährstoffe anzustellen und aus den Ergebnissen der geeigneten Kombinationen die Wirkungen der einzelnen Bestandteile zu erschließen.

Die Resultate dieser vergleichenden Versuchsserien sollen zunächst kurz angeführt werden, auf ihre Deutung kommen wir später zurück.

Wie oben erwähnt, wird die rote Farbe am reichlichsten auf gekochtem Reis hervorgebracht. Gekochter Weizen und Mais sind auch gute Medien, aber ihre natürlichen Farben sind bei Beurteilung der Pilzpigmente von Nachteil. Künstliche Medien, die Glukose oder Rohrzucker und als Stickstoffquelle Pepton oder Asparagin enthielten, erwiesen sich als sehr günstig für Farbenbildung. Pepton zeigte sich indes darum nicht vorteilhaft, weil bei reichlichem Zusatz das Medium alkalisch wird, bevor die Farbe auftritt. Außerdem sind seine Zersetzungsprodukte braun, verbergen daher schwache Farbenwechsel und erschweren eine genaue Titration. Asparagin bildet eine farblose Lösung, die Medien bleiben länger sauer und die Titration ist leicht durchzuführen.

Zunächst wurden Nährlösungen<sup>1)</sup> gemacht mit Ausschluss von Phosphor resp. Magnesium. In folgender Nährlösung, welche Phosphor nur in den nicht ausschließbaren Verunreinigungen der Chemikalien enthält, entwickelte sich die Farbe schneller als in irgend einer anderen der probierten Kombinationen.

Glukose	. . . . .	3,00 g
Asparagin	. . . . .	0,10 g
KNO <sub>3</sub>	} je . . . . .	0,05 g
MgSO <sub>4</sub>		

Zusatz von Wasser bis zu 100 g.

Diese Lösung ist nur sehr schwach sauer. Das Wachstum in ihr ist ziemlich langsam und das Mycel bleibt gewöhnlich locker und untergetaucht. Innerhalb 72 Stunden ist das Mycel (Temperatur 15—25 ° C.) dunkelscharlachrot. Eine ähnliche Lösung mit 0,1—0,2% Knop-Lösung statt KNO<sub>3</sub> und MgSO<sub>4</sub> gibt ein viel kräftigeres Wachstum, entwickelt aber die rote Farbe erst nach 10 oder 14 Tagen und dann

---

1) Die von mir benutzten Chemikalien waren fast ausschliesslich Mercks Fabrikate. Von Grubler bezog ich Asparagin und Witte'sches Pepton, das bei einigen Experimenten verwandt wurde. Neben diesem wurden Mercks „Pepton ex carne“ und „Pepton ex albumine“ verwandt. Bei Glukose ergab sich beim Veraschen ein sehr kleiner Bruchteil eines Prozents an unverbrennlicher Substanz,

nur an der Oberfläche, die mit einer dichten Schicht Mycel bedeckt erscheint. Um die Wirkung einer phosphorfreien Lösung weiter zu untersuchen, wurde folgende Nährlösung hergestellt:

Glukose . . . . . 5 g  
 Untenstehende Lösung . 10 ccm  
 Destilliertes Wasser . . 90 ccm

Die angewandte Lösung hatte folgende Zusammensetzung:

$\text{KNO}_3$  . . . . . 0,5 g } a)  
 $\text{MgSO}_4$  . . . . . 0,5 g }  
 $\text{CaNO}_3$  . . . . . 2,0 g b)

a) und b) für sich aufgelöst, dann gemischt und mit einem Zusatz von Wasser bis zu 175 ccm.

In dieser Lösung brachten beide Pilze die Farbe hervor, schneller als in einer ähnlichen phosphorhaltigen Lösung. Das Experiment wurde mehreremale mit wechselndem Erfolg wiederholt; manchmal versagte die Kultur und blieb farblos, doch in der Mehrzahl der Fälle entsprach das Resultat dem vorhin angeführten.

Um die Wirkung magnesiumfreier Lösungen kennen zu lernen, wurde folgende Lösung gemacht:

Glukose . . . . . 5 g  
 Wasser . . . . . 90 ccm  
 und 10 ccm von der folgenden Lösung:  
 $\text{CaNO}_3$  . . . . . 1,000 g  
 $\text{K}_2\text{SO}_4$  . . . . . 0,187 g  
 $\text{K}_3\text{PO}_4$  . . . . . 0,250 g  
 Wasser . . . . . 87,5 ccm

In dieser Lösung wuchs der a-Pilz etwas weniger kräftig als mit Magnesium. Nach fünf Tagen war noch keine Farbe sichtbar; wenn man aber die ziemlich lockere Masse des Mycels auswusch und in eine feuchte Kammer brachte, wurde das Mycel in 3—4 Tagen dunkelviolettrötlich. Höchst wahrscheinlich sind wegen der Verunreinigungen der Glukose etc. die angewandten Lösungen nicht völlig phosphor- und magnesiumfrei, doch zeigten Versuche mit Glukoselösung, daß die in ihr enthaltenen fremden Stoffe nur ein ganz dürftiges Wachstum des a- und b-Pilzes bewirken können.

Obschon Pepton- und Asparaginslösungen in kurzer Zeit stark alkalisch werden, werden sie doch sauer wenn Zucker vorhanden ist. In einer reinen Asparaginslösung, die etwas Schwefelsäure enthält, wird der rote Farbstoff hervorgebracht. Gleichwohl läßt sich in einer reinen Peptonlösung durch Zusatz von Säure die Bildung der roten



für die Pigmentbildung günstig sind, durch Zusatz von Ätzalkalien oder dergleichen alkalisch gemacht werden.

Die Versuche ergaben anscheinend widersprechende Resultate; während bei Reis- und Glukosekulturen, welche an sich beide die Farbstoffbildung fördern, der Zusatz von Alkali (KOH) ohne wesentlichen Einfluß auf die Pigmentbildung blieb, erwachsen auf Rohrzucker farblose Kulturen, wenn das Nährmedium alkalisch gemacht wurde. Die Erklärung dafür fand ich darin, daß beim Sterilisieren die Glukose und die im Reis enthaltenen Saccharide von den Ätzalkalien gespalten werden und durch die sauren Spaltungsprodukte die Lösung neutralisiert wird, so daß in Wirklichkeit, trotz des KOH-Zusatzes, keine alkalische, sondern eine saure Lösung vorliegt.

Zur quantitativen Untersuchung des Einflusses der Alkalien war daher nur die unzersetzbare Rohrzuckernährlösung brauchbar, mit der folgende Versuche angestellt wurden.

Ich ging von folgender Stammlösung aus:

Rohrzucker	. . . . .	5,7 g
Asparagin	. . . . .	0,1 g
KNO <sub>3</sub>	} je . . . . .	0,05 g
MgSO <sub>4</sub>		

Zusatz von Wasser bis auf 100 ccm.

Um die Wirkung von Alkalien zu prüfen, wurde statt eines Teils des Wassers N-Kalilauge bei Herstellung der Lösungen verwandt. Die Lösungen enthielten dann 10, 6, 5, 4, 3, 2, 1, 0,5, 0,3, 0,2, 0,1, 0,05, 0,02, 0,01 Prozent N.KOH. Nach Verlauf von 11 Tagen zeigte sich keine Farbenentwicklung in den Lösungen, die 0,2 % und mehr N.KOH enthalten hatten. Bei der Titrierung konnten in diesen Kulturen statt der ursprünglichen 0,2 % nur noch 0,05 % Normalalkali nachgewiesen werden; das übrige war durch die Säureproduktion des Pilzes neutralisiert worden.<sup>1)</sup> Die KOH-freie Kontrollkultur war schon

---

1) Bei dem größten Teil der zahlreichen Titrationen wurde Rosolsäure als Indikator benutzt. Die Lösung wurde in Übereinstimmung mit der Formel von A. Meyer (08, pag. 96) hergestellt wie folgt:

Rosolsäure	. . . . .	0,25 g
96% Alkohol	. . . . .	50 ccm

Zur Lösung werden hinzugefügt Wasser 50 ccm. Die angewandten Reagentien waren 1/10 und 1/100 Normallösungen von Kalilauge und Schwefelsäure. Bei der Titration alkalischer Lösungen wurden sie durch Zusatz einer genau abgemessenen Menge Säurelösung — etwa doppelt so viel als nötig ist, um die alkalische (rosa) Farbe der Rosolsäure zum Schwinden zu bringen — sauer gemacht. Die Lösung wurde dann mit der Kalilauge titriert, bis die rosa Farbe wieder erschien.



früher erreicht als für das Wachstum. Folgende Tabelle führt die für Farbstoffbildung und Wachstum giltigen maximalen Grenzkonzentrationen in Prozent der Normalsäure an. Die letzten vier Säuren werden von dem Pilz als Nahrung benutzt, während die ersten drei nur wenig verbraucht werden.

Maximale Säurekonzentrationen für Farbbildung und Wachstum.

Säure	a-Pilz, Maximum für		b-Pilz, Maximum für	
	Farbe	Wachstum	Farbe	Wachstum
Phosphor	zwischen 1,95—3,6 bis zu 5 <sup>1)</sup>	zwischen 3,6—6,9	bis zu 5	bis zu 5
Oxal . . .	zwischen 0,61—0,95	zwischen 1,95—3,6		
Schwefel .	zwischen 1,95—2,5	zwischen 2,5—3	zwisch. 2,28—2,5	zwischen 2,5—3
China . . .	etwas mehr als 1,82	5,16	3,18	5,16
Apfel . . .			weniger als 10	über 10 <sup>2)</sup>
Wein . . .			weniger als 10	über 10 <sup>2)</sup>
Zitronen .			weniger als 10	über 10 <sup>2)</sup>

Die zweite Tabelle zeigt, daß durch zunehmende Konzentration der Säure (H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>) die Farbenbildung zeitlich stark verzögert wird. Die Konzentrationen werden in Prozenten der Normalsäure angegeben.

Verzögerung der Farbbeildung bei zunemenden Konzentrationen normaler Schwefelsäure.

	0,5 ‰	1 ‰	1,5 ‰	- ‰	2,5 ‰
a-Pilz	nach 4 Tagen blafsrot	nach 9 Tagen blafsrot	nach 17 Tagen rot	nach 17 Tagen blaserot	nach 27 Tagen noch nicht ge- färbt
b-Pilz	nach 4 Tagen gefärbt, in einem 2. Ver- such schon nach 3 Tagen	nach 4 Tagen blafsrot	nach 9 Tagen blafsrot	nach 17 Tagen intensiv rot	nach 23 Tagen blafsrot

Daß die Intensität der Farbstoffbildung nicht proportional zu der des Wachstums ist, zeigt ein Vergleich der Schwefel- und Phosphorsäurewirkung. Zu der Nährlösung, die auf pag. 318 beschrieben ist, wurden bei zwei Kulturen des b-Pilzes je 0,5 ‰ N-Schwefelsäure und Phosphorsäure zugesetzt. In der ersten bildete der Pilz

1) Eine zweite Reihe von Experimenten ergab diese auffallend hohen Werte.  
2) Die maximalen Grenzwerte für das Wachstum wurden nicht näher bestimmt.





Zu diesem Zweck wurden Versuche mit NaCl angestellt derart, daß der Salzgehalt der Kulturen zwischen 1 und 18 % schwankte. Es zeigte sich, daß beide Pilze auch auf Nährböden von hohem osmotischen Druck wachsen können. Farbstoffbildung trat aber nur in Kulturen von 1—8 % auf; je höher die Konzentrationen, um so später färbte sich die Kultur.

Zeit der ersten Erscheinung der Farbe bei verschiedenen osmotischen Drucken.

	Prozentgehalt von NaCl					
	1 %	2 %	3 %	5 %	6 %	8 %
a-Pilz	nach 4 Tagen	nach 4 Tagen	nach 8 Tagen	nach 16 Tagen		
b-Pilz	zufällig mißglückt	nach 4 Tagen	nach 8 Tagen	nach 8 Tagen	nach 12 Tagen	nach 12 Tagen

Bei 10 % Chlornatrium wurde auch nach 21 Tagen keine Farbe gebildet, das Wachstum war noch gut. Bei 12 % war das Wachstum langsam, bei 14 % sehr spärlich und bei 16 % und mehr wuchs der Pilz gar nicht. Die drei letzten Versuchsreihen wurden nur mit dem b-Pilz angestellt. — Die Farbe erschien bei beiden Pilzen zuerst in dem Mycel das nahe der Oberfläche war und entwickelte sich in dem untergetauchten Mycel einige Tage später. Beim a-Pilz blieb das untergetauchte Mycel in den Kulturen mit 3—5 % Salz farblos. Bei dem b-Pilz wurde in den Kulturen von 6 % Salz an kein oberflächliches Mycel mehr gebildet.

Allen Kulturen lag die auf pag. 318 genannte Lösung zugrunde. Nach Abschluß der Experimente wurden die Lösungen titriert. Es zeigte sich, daß die von den Pilzen produzierten Säuremengen sehr gering waren (0,2—0,4 % N-Säure), so daß sie für den beschriebenen Ausfall der Versuche nicht verantwortlich gemacht werden können.

d) Einfluß der Luft (des Sauerstoffs).  
Wir haben schon darauf hinweisen müssen, daß bei Kultur in flüssigen Medien die rote Farbe gewöhnlich zuerst in dem oberflächlichen Teil des Mycels erscheint; in dem untergetauchten Mycel erschien sie nur, wenn es locker war, und die Oberfläche nicht von einer dichten Masse Mycel bedeckt war. Legen sich die oberflächlichen Mycelschichten in Falten, so bleiben an ihnen die untergetauchten Teile weiß, die in die Luft hervorragenden werden farbig. Dem-















Boletus) mit dem Auftreten irgend welcher Oxydasen sich in Beziehung bringen läßt, hoffe ich durch spätere Untersuchungen entscheiden zu können.

Meine eigenen Versuche wie die der früheren Autoren zeigen, daß die Zusammensetzung des Nährbodens nicht in allen Fällen der entscheidende Faktor für die Farbbildung darstellt. Doch scheinen gewisse chemische Gruppen (wie Kohlehydrate) fördernd auf die Farbstoffproduktion zu wirken.

Starke Alkaleszens scheint allgemein hemmend zu wirken, starke Acidität ist weniger ungünstig für die Farbbildung.

Künftige Untersuchungen über die Physiologie der Farbstoffbildung werden zweifellos zur Aufstellung von Pilzgruppen führen, die sich von einander durch ungleichartiges Verhalten der Pilze äußeren Faktoren gegenüber unterscheiden werden. Als zusammengehörig erkannten wir bereits die Sesampilze und die *Neocosmospora*-arten, eine Gruppe, die sich wesentlich von *Fusarium culmorum* und dem Malzschimmel unterscheidet, die ihrerseits wieder in manchen Punkten übereinzustimmen scheinen. Einige Erfahrungen an unbestimmten *Fusarium*-arten haben ferner gezeigt, daß noch weitere „Gruppen“ existieren, deren Kenntnis später wohl auch auf die Systematik der morphologisch schwer unterscheidbaren Formen fördernd wirken wird.

#### Zusammenfassung.

Verschiedene Spezies von Pilzen, die nach ihrer Conidienbildung zu der Gattung *Fusarium* gehören, bringen bei verschiedenen Substraten unter verschiedenen Bedingungen rote, violette, blaue, orange und gelbe Farben hervor.

Das rote Pigment der vom *Sesamum* isolierten Fusarien (a und b-Pilz) und der *Neocosmospora* ist eine saure Verbindung, löslich in Alkohol und vielen andern Lösungsmitteln. Seine Salze sind meist violett gefärbt und unlöslich in den genannten Medien, löslich nur in den Salzen einiger organischer Säuren.

Die unter dem Einfluß der Lichtwirkung durch dieselben Pilze gebildete Orangefarbe ist kein Lipochrom. Ihre nähere chemische Natur konnte nicht festgestellt werden.

\* Der Farbstoff von *Fusarium culmorum* hat eine saure, gelbe und eine violette alkalische Modifikation. Die saure Form scheint eine schwache organische Säure zu sein, und ist wenig löslich in Alkohol oder Wasser; die alkalische löst sich in alkoholischen und





# Beiträge zur Kenntnis der Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie der Laubblätter und Drüsen einiger Insektivoren.

Von C. A. Fenner.

Hierzu Tafel VI—XXI.

Die Untersuchungen, zu denen ich angeregt worden bin durch eine auf die Anatomie der Drosera-Tentakeln beschränkte unveröffentlicht gebliebene Diplomarbeit des ehemaligen Lehramtskandidaten Fr. Höhn, wurden unter der sehr anregenden Leitung von Herrn Prof. Dr. Hs. Schinz im botanischen Museum der Universität Zürich ausgeführt. Das verwendete Pflanzenmaterial, soweit es sich um schweizerische Insektivoren handelte, habe ich jeweilen an Ort und Stelle selbst gesammelt, die übrigen Untersuchungsobjekte sind mir jedoch in liebenswürdiger Zuvorkommenheit nebst einer reichhaltigen Literatur durch meinen hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Hs. Schinz, zur Verfügung gestellt worden. Ihm verdanke ich ferner zahlreiche wertvolle Ratschläge und Winke. Es ist mir daher eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. Dr. Schinz an dieser Stelle für die Förderung, die er dadurch meiner Arbeit hat angedeihen lassen, meinen aufrichtigen Dank auszusprechen.

Auch dem I. Assistenten im bot. Garten, Herrn Dr. A. Pestalozzi, sei herzlich gedankt für die freundschaftliche, liebenswürdige Art, mit der er mir mit seinen reichen Erfahrungen auf dem Gebiete des Pflanzenstudiums stets hilfreich an die Hand gegangen ist.

---

Ich begann meine Untersuchungen im Juli 1901. Da mir jedoch — infolge Ungunst der Verhältnisse — neben meiner Berufstätigkeit nur wenig Zeit zum Studium übrig blieb, konnte ich meine Arbeit erst Ende Dezember 1903 zum Abschlufs bringen.

Dabei gewann ich die Überzeugung, daß noch viele Untersuchungen notwendig sein werden, um die vielen Fragen, welche das Leben der Insektivoren an den Botaniker stellt, befriedigend zu beantworten. Zudem harrt noch eine große Zahl von Vertretern dieser interessanten Lebewesen ihrer Forscher, trotzdem die Literatur über die insektenfressenden Pflanzen bereits eine sehr umfangreiche ist.

Ich habe folgende Vertreter von Insektivoren einer genaueren Untersuchung unterzogen:

1. *Pinguicula vulgaris* L.
2. *Sarracenia flava* L.
3. *Nepenthes Rafflesiana* Jack.
4. *Aldrovandia vesiculosa* Monti
5. *Byblis gigantea* Lindl.
6. *Roridula gorgonias* Planch.
7. *Drosera rotundifolia* L.
8. *Drosophyllum lusitanicum* Lk.

### ***Pinguicula vulgaris* L.**

(Taf. VI, VII, VIII)

Als erste Arbeit nahm ich die Untersuchung der Drüsen von *Pinguicula vulgaris* an die Hand. Die dabei gemachten Erfahrungen und Beobachtungen legten mir nun die absolute Notwendigkeit einer genauen Untersuchung der Blätter in ihrer Gesamtheit sowie das Studium der Entwicklung der Drüsen nahe. Die daraus hervorgegangenen Resultate drängten mich sodann weiter zur Beobachtung der biologischen Erscheinungen, wodurch mir erst ein befriedigender Aufschluss über die verschiedenen, mir anfänglich unklaren anatomischen Verhältnisse zuteil wurde. Mit einem Worte: ich fand, dass meine die vergleichende Anatomie der Drüsen behandelnde Arbeit sich nur in befriedigender Weise zu Ende führen lasse, wenn ich, soweit möglich und notwendig, das Blatt in seiner Gesamtheit einer Untersuchung unterziehe, nicht aber, wenn ich nur die anatomischen Verhältnisse der Drüsen getrennt von den übrigen Erscheinungen und Verhältnissen meinen Beobachtungen zugrunde lege.

Die Epidermis des Pinguiculablattes besteht aus einer einzigen Zelllage, deren einzelne Zellen miteinander in lückenlosem Zusammenhang stehen. Im allgemeinen sind sie von plattenförmiger Gestalt, weisen jedoch auch Formverschiedenheiten auf, je nach dem Alter und der Blattzone, in welcher sie vorkommen (Taf. VIII). In den Winterknospen sind alle Zellen gleich gestaltet und zeigen Übereinstimmung in allen drei Dimensionen. Das Gleiche ist zu konstatieren von den 2—3 Zellreihen des Blattrandes der ausgewachsenen, sowie der noch im Wachstum begriffenen Blätter; bei letzteren ist nämlich der ganze Rand Vegetationszone. Eine um so größere Differenz zwischen der Flächen- und Tiefenausdehnung der Zellen zeigt sich, je mehr diese vom Blattrand entfernt und der Mittelrippe angenähert liegen.









Diese Plasmafäden lassen sich in der Epidermis der Unterseite des Blattes nicht nachweisen, wie auch ein Kontakt solcher mit den Basalzellen der hier vorkommenden rudimentären Drüsen nicht gefunden werden kann und sehr wahrscheinlich überhaupt nicht vorhanden ist, zumal diesen Drüsen jene sezernierende und absorbierende Funktion der entsprechenden Gebilde der Blattoberseite nicht zukommt. Dieser Unterschied ist zugleich ein Fingerzeig dafür, daß die in den Epidermiszellen vorkommenden Plasmafäden in einem bestimmten Zusammenhang mit der Funktion der Drüsen stehen.

Bei *Ping. vulg.* kann man beobachten, daß im Frühjahr die äußerste Spitze der Knospe resp. der ganz jungen aus ihr hervorbrechenden Blättchen etwas rot gefärbt ist, welche Färbung jedoch verschwindet, sobald sich die einzelnen Blättchen zurückzubiegen beginnen und sich gewissermaßen von der Knospe lösen. Im Sommer ist jedoch diese Rotfärbung nicht mehr wahrzunehmen. Dagegen findet man im Herbst Exemplare, deren äußerste Knospenblättchen nur auf der äußeren Seite ihrer Spitze mattrot gefärbt sind, sowie auch die mehr entwickelten Blätter nur an den Stellen Rotfärbung aufweisen, welche der Sonne resp. dem Lichte zugekehrt sind. Diese Erscheinung beruht auf der Rotfärbung des Zellinhaltes der Epidermiszellen und ist nur auf die Stellen beschränkt, welche dem Sonnenlichte direkt ausgesetzt und bei *Ping. vulg.* nur im Frühjahr und Herbst zu beobachten sind, d. h. in der Periode, in welcher die niedere Temperatur ihr Gedeihen ungünstig beeinflussen kann. Es scheint also die Rotfärbung eine Schutzeinrichtung gegen Kälte zu sein; jedenfalls dient sie nicht als Abwehr gegen zu grelle Beleuchtung des subepidermalen Gewebes, sonst müßte die Rotfärbung im Sommer am intensivsten auftreten, was durchaus nicht der Fall ist. Es handelt sich offenbar eher um die von A. Kerner 1885 geäußerte Vermutung und die von Kny 1892 experimentell nachgewiesene Tatsache, daß die in das Blatt eindringenden Lichtstrahlen durch Anthokyan absorbiert, in Wärme umgewandelt und so der Pflanze dienstbar gemacht werden.<sup>1)</sup>

Diese Ansicht findet in dem Verhalten der *Ping. alpina* eine weitere Unterstützung. Diese Pflanze weist nämlich vom ersten Entfalten der Blätter im Frühjahr an bis zum Welken des letzten Blattes im Herbst die typische Rotfärbung der dem Licht ausgesetzten Teile der Epidermis der Blattober- und Unterseite auf, und zwar ist die

<sup>1)</sup> Vide auch: Overton, Beobachtungen und Versuche über das Auftreten













krümmung der beiden Ränder, bis es zu einer gegenseitigen Berührung kommt. Kleine Insekten, welche auf den Rand der Blätter gelangen und nach erfolgtem Einrollen des Randes gleichsam von einer mit Sekret gefüllten Röhre umschlossen sind, werden 2—4mal rascher aufgelöst als solche, welche auf dem weiter einwärts gelegenen Spreitenabschnitt kleben bleiben. Insekten, welche so weit vom Rande weg einwärts zu liegen kommen, daß sie bei der Einrollung vom Blattrande nicht mehr erreicht werden können, bewirken nur eine geringe Einbiegung, ungefähr gleich derjenigen, welche infolge eines mechanischen Reizes durch Auflegen eines Glassplitters auf den Blattrand erfolgt. In diesen beiden Fällen erscheint eben die Einbiegung zwecklos; sie wird von der Pflanze nur eingeleitet, aber nicht durchgeführt. Eine verhältnismäßig rasche Reaktion zeigt sich, wenn Saft von rohem Fleisch auf den Blattrand geträufelt wird; denn dieser beginnt sich schon nach einigen Minuten, wenn auch sehr langsam, zu einer geschlossenen Röhre (Hohlzylinder) einzurollen. Der Rand bleibt jedoch bedeutend weniger lang eingerollt als wenn er feste Stoffe (Insekten) aufzulösen hat, woraus ersichtlich ist, daß flüssige, stickstoffhaltige Substanzen rascher absorbiert werden als feste, welche eben zuerst durch das Verdauungsferment in flüssige Form umgewandelt werden müssen, was mehr Zeit, Sekret und Kraft erfordert.

Bringt man auf den sich wieder öffnenden, vorher mit Fleischsaft gefütterten Rand abermals einen Tropfen solchen Saftes, so beginnt die Einrollung bald wieder. Dieser Versuch kann an ein und demselben Blatt zwei- bis höchstens dreimal mit Erfolg ausgeführt werden, gelingt aber nie, wenn der sich öffnende Blattrand vorher Insekten aufzulösen hatte und nach der Öffnung sofort wieder mit solchen belegt wird. Erst nach einigen Tagen ist ein solches Blatt wieder reaktionsfähig. Es scheint also, daß das Blatt durch die Auflösung von Insekten so erschöpft werde, daß es zu seiner Erholung mehrere Tage Ruhe notwendig habe.

Die gestielten Drüsen, auf welche die Insekten zuerst zu liegen kommen, dienen in erster Linie als Fangapparate. Ihr Köpfchen ist in normalen Verhältnissen immer von einem Tropfen Sekret eingehüllt und die Stielzelle zeigt sich straff gespannt und meistens etwas bauchig aufgetrieben. Die nach erfolgter Berührung mit einem Insekt notwendige weitere Sekretabgabe bewirkt eine Erschlaffung der Stielzelle, wodurch sich die gestielte Drüse zu neigen beginnt und das ihr anhaftende Tier auch mit den sitzenden Drüsen in Berührung kommt. Dieser Kontakt bewirkt nun bei diesen meist trok-









## ***Sarracenia flava* L.**

(Taf. IX und XXI.)

Die Formverhältnisse der Blätter und deren Entwicklungsgeschichte sind durch Goebel 1889 bekannt geworden, und auch der allgemeine Bau der Blätter soll im folgenden nur soweit berücksichtigt werden, als es für die Schilderung der Epidermisanhangsgebilde der Innenseite der Blattschläuche, zu welcher auch die Unterseite des Deckels gehört, notwendig ist. Meine Untersuchungen beziehen sich erstens auf die Nektar absondernden Drüsen der Deckelunterseite und des Schlaucheinganges, zweitens auf die Entwicklung der Reusenhaare des Schlauchinnern und drittens auf das blinde Ende des Schlauches, d. h. desjenigen Blattabschnittes, in welchem die Insekten den Tod finden und angeläuft werden. Auffallenderweise wurde dieser Blattpartie, trotz ihrer Wichtigkeit, zum Nachteil einer richtigen Deutung des Insektenfanges, keine Aufmerksamkeit geschenkt.

An der Innenseite des Schlauchblattes lassen sich vier Zonen unterscheiden. Es sind dies die Unterseite des Deckels, welcher die Nektar absondernden Drüsen neben einer Anzahl langer, steifer, spitziger Borsten trägt (Taf. IX Fig. 33—36). Diese Zone setzt sich fort in die glatte, das obere Ende des Schlauches einnehmende Gleitzone (Goebel 1889), in deren oberen Abschnitt noch vereinzelt Nektardrüsen vorkommen, während sie sonst in ihrer Hauptausdehnung weder Drüsen noch Borsten trägt und aus stark verdickten, kleinen, dachziegelartig angeordneten Zellen besteht, welche eine so glatte Außenfläche besitzen, daß sie einem Insektenfuß absolut keinen Halt geben. Die an diese anschließende schlaucheinwärts gelegene Zone zeichnet sich durch dicht gedrängt stehende, abwärts gerichtete Stacheln aus; es ist die Reusenhaarzone, welche unten in das haarlose, verhältnismäßig kurze, unten blind endende Schlauchstück übergeht (Taf. IX Fig. 16). Dies ist der wichtigste Abschnitt, der eigentliche absorbierende Drüsenteil.

Untersucht man die Entwicklungsgeschichte der Nektardrüsen (Taf. IX Fig. 29—35) der Deckelunterseite, so erkennt man, daß diese aus einer einzigen Epidermiszellen hervorgegangen sind. Einzelne der ursprünglich polyedrischen primären Epidermiszellen wölben sich papillenartig auswärts und teilen sich bald durch eine zur Blattfläche parallele Membran in zwei Zellen. Die untere Tochterzelle wird zur Basalzelle der Drüse, während die obere sich durch Teilung zur eigentlichen Drüse modifiziert. Es tritt nämlich in ihr anfänglich eine senkrechte Membran auf, wodurch zwei Köpfchenzellen

gebildet werden. Diese teilen sich in der Folge durch je eine senkrechte Wand meistens wieder in zwei Zellen, so daß ein vierzelliges Köpfchen entsteht. Mit dem weiteren Wachstum der angrenzenden Epidermiszellen wachsen nun auch diese vier Drüsenzellen; aber es ist ein eigentlich lokalisiertes Wachsen, woran sich nur ihre äußeren Membranpartien in etwas stärkerem Maße beteiligen und welches zur Erzeugung eines Grübchens führt. Die Zellen dieses Drüsenbecherchens zerlegen sich nun häufig durch horizontale Membranen wieder in je zwei Zellen, wodurch ein Gebilde hervorgeht, das aus einer Basal-, vier mittleren und vier Randzellen besteht. Nachher geht das Wachstum derart von statten, daß entweder bloß die oberen vier Zellen den Becherrand bilden, oder so, daß sich auch die vier mittleren Zellen daran beteiligen, in welchem letzterem Falle die Becherhöhlung tiefer wird (Taf. IX Fig. 35). Es können sich aber auch einzelne Randzellen durch Vertikalmembranen in je zwei Teile zerlegen, wodurch ein Randkranz von 5—8 Zellen entsteht. Es finden sich indes auch Formen, welche aus nur vier Randzellen, zwei Mittelzellen und einer Basalzelle zusammengesetzt sind. Bei älteren Blättern findet man die Membranen zwischen der Mittelschicht und Basalzelle häufig verdickt. Auffallend ist sodann ferner, daß mit zunehmendem Alter das junge Drüsengebilde durch cutinisierte Lamellen allmählich gegen das umgebende Gewebe abgegrenzt wird. Die Drüsenzellen zeichnen sich durch reichliches Cytoplasma und vor allem durch große Zellkerne aus, wovon bei älteren Drüsen einzig die Basalzelle eine Ausnahme macht, indem mit dem Auftreten der Wandverdickungen sowohl der Cytoplasmagehalt, als auch der Kern quantitativ zurückgehen.

In dem Grübchen befindet sich normalerweise immer ein Tropfen Flüssigkeit, welcher süß schmeckt; es ist Nektar zum Zwecke der Anlockung von Insekten. Durch die beschriebene eigentümliche becherartige Drüsenform wird das Nektartröpfchen wie durch einen Stechheber festgehalten, obgleich diese Organe auf der Unterseite des Deckels eingefügt sind und darum das Sekret das Bestreben zeigt, infolge seiner Schwere zu Boden zu fallen, bevor es der Pflanze gedient hat, und das umsomehr, da es sich hier nicht um eine zähflüssige Masse handelt, wie z. B. bei den Tentakeln von *Drosophyllum* und *Drosera rotundifolia*.

Die Haare der Deckelunterseite bestehen aus einer einzigen Zelle, deren Wand sehr stark verdickt ist. Der Querschnitt durch

groß, wie das Lumen der Epidermiszelle, aus welcher diese durch lokalisiertes Flächenwachstum hervorgegangen ist. Zell- und Borstenlumen sind nicht getrennt. Auffallend ist die starke Membranverdickung der Innenseite dieser Epidermiszelle (Taf. IX Fig. 36c), d. h. der Basis der Borste. Diese Zellhaut ist nämlich 3—4mal so mächtig wie diejenige der sie umschließenden und aller übrigen Epidermiszellen der Deckelunterseite, und deren spaltförmige Tüpfel kommunizieren mit solchen der 6—8 angrenzenden Epidermiszellen.

Die scharf zugespitzten, abwärts gerichteten Stacheln stehen höchst wahrscheinlich in Beziehung zum Insektenfang. Vielleicht verhindern sie das Insekt, nachdem es den Nektar gekostet und im Begriffe steht, seine Flügel auszubreiten und davon zu fliegen, an der freien Entfaltung derselben, und der Näscher stürzt infolge irgend einer ungeschickten Bewegung in den Schlund des Blattes, um dort den Tod zu finden. Kriechende Insekten, die am Blatte heraufsteigen, naschen zunächst aus den Drüsen im oberen Teil der Gleitzzone den Nektar und wagen sich gar leicht etwas zu weit hinein, gleiten aus und fallen in die Tiefe. Diesen letzteren Fall konnte ich bei Ameisen einige Male beobachten und experimentell durchführen, während ich leider nie wahrnehmen konnte, wie fliegende Insekten durch diese Pflanze ihren Tod finden, obschon vorwiegend solche als Leichen im Schlauche angetroffen werden.

Eine wirklich raffinierte Einrichtung des Blattinnern ist die Reusenzone (Taf. IX Fig. 16, 27 und 28). Ihre Haare sind alle abwärts gerichtet und schmiegen sich aneinander an, wenn ein animalisches Lebewesen, z. B. ein Käferchen oder eine Mücke, durch diese Zone herunterrutscht; sie sind zudem sehr glatt und erleichtern dadurch das Heruntergleiten. Sobald jedoch ein gefangenes Insekt den Versuch macht, nach oben zu entfliehen, richten sich ihm die Haare mechanisch entgegen und bilden ein undurchdringliches Stachelbündel, das jedes Entweichen verunmöglicht.

Die Träger dieser Haare besitzen wellige, seitliche Umrisse. Auf der Außenseite der jungen Epidermiszellen dieses Abschnittes tritt lokalisiertes Flächenwachstum ein, wodurch stumpfe, abwärtsgerichtete Vorsprünge entstehen (Taf. IX Fig. 23—26). Diese strecken sich bald in die Länge und ziehen sich zu einer mehr oder weniger feinen Spitze aus. Während sich ihre Wandung gegen die Spitze hin und besonders im Bereiche derselben stark verdickt und sich damit versteift, behält das Fußstück die dünnere und somit elastischere Wandung bei, wodurch das Aufrichten der Haare ermöglicht wird. Alle









verdünnt, daß die verdauende Funktion der Absorptionszone ungünstig beeinflusst, ja ganz aufgehoben wird.

Bringt man in einen jüngeren Schlauch einige Tropfen Fleischsaft, so kann ferner beobachtet werden, daß diese, auch wenn der Blatteingang durch einen, die Verdunstung hindernden Baumwollpfropf verschlossen wird, verschwinden, also absorbiert werden; füllt man aber das Blatt bis zur Hälfte, also weit über die Absorptionszone hinauf mit Fleischsaft, so zeigt sich auch hier nach ca. 10 Tagen ein Fäulnisgeruch. Daraus geht wohl hervor, daß das Absorptionsvermögen der Pflanze ein beschränktes ist.

Die Entwicklungsgeschichte (Taf. IX Fig. 17—22) dieser Sekretions-, bzw. Absorptionsschicht gibt noch weitere interessante Aufklärungen über Wesen und Zweck derselben. Bei jungen Blättern findet man in der besprochenen Zone gleichgestaltete, geradlinig begrenzte, polyedrische, mit großen Zellkernen versehene Zellen. Ihre Radialwände nehmen nun eine wellige Form an und dann findet durch centripetale lokale Verdickung der Membran die Anlage von Membranleisten statt, welche aber nicht nur von der peripheren Wand dieser Zellen, sondern auch von der gegenüberliegenden ausgelegt werden, wobei die der äußeren Wand entspringenden Membranleisten mit den meist kürzeren der Innenwand stellenweise zusammenreffen. Oft bilden sich aber auch einzelne Leisten, welche von der Außenwand bis zur Innenwand vordringen, um stellenweise mit dieser zu verschmelzen.

Die anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, sowie die physiologischen Versuche ergeben das Resultat, daß wir *Sarracenia flava* mit Recht zu den Insekten verdauenden Pflanzen zählen dürfen und der Insektenfang für sie durchaus kein bloß nutzloses Spiel bedeutet, sondern für ihre Ernährung notwendig und nützlich ist; und darum ist sie durch einen bestimmten, wenn auch kleinen Blattabschnitt befähigt, animalische Substanzen aufzunehmen. Diese Nahrungsaufnahme ist aber bei unserer Pflanze eine weit gleichmäßiger und kontinuierlicher als bei den übrigen Vertretern der fleischfressenden Pflanzen. *Sarracenia flava* ist als Insektivor mit verdauendem Enzym zu betrachten. Die jetzt noch geltende gegenteilige Ansicht erklärt sich aus einer mangelhaften Kenntnis des untern Schlauchabschnittes, ferner aus einer flüchtigen Beobachtung dieser Pflanze in der freien Natur und aus zu wenig sorgfältig angestellten Versuchen.

### **Nepenthes Rafflesiana Jack.**

(Taf. X und IX.)

Die an dieser Pflanze vorgenommenen Untersuchungen beschränkten sich in der Hauptsache auf die Drüsenzzone, bzw. auf die Drüsen des hier in Frage kommenden Kannenabschnittes, daneben wurden dann allerdings noch, der Vollständigkeit halber, die Nektar absondernden Drüsen des Deckels untersucht, sowie deren Entwicklungsgeschichte festgestellt.

Der Ausdruck **Drüsenzzone** für die untere Hälfte der Kanne ist sehr gerechtfertigt; denn hier finden sich breite, kuchenförmige, eigenartig überdachte Drüsen in so dichter Menge, als es sich nur denken läßt. (Taf. X Fig. 19.) Die Drüsen liegen in nach unten offenen Nischen und werden zur Hälfte, ja oft bis zu zwei Drittel von einem epidermalen, vordachförmigen Gebilde überdacht. Diese eigentümliche Lage der verhältnismässig grossen Drüsen hat ganz sicher einen bestimmten Zweck, worin dieser aber besteht, darüber lassen sich vorläufig nur Vermutungen anstellen. Dafs es z. B. dem Insektenfufs unmöglich gemacht wird, an der Drüse einen Stützpunkt zu finden (Haberland 1889 pag. 109) ist allerdings klar, sowie auch die Annahme, dafs beim Austrocknen des flüssigen Inhaltes des Bechers kleine Wassermengen hier kapillar festgehalten werden.

Wenn Insekten, welche in die Kannenflüssigkeit gelangt sind, sich zu retten suchen, indem sie an der Wand hinaufklettern, gelangen sie immer unter die Drüsenüberdachung und zudem in Berührung mit den Drüsen selbst, wo sie kleben bleiben. Diese nassen Tiere veranlassen nun die Drüsen zur Ausscheidung einer geringen Menge klebrigen Schleimes, welcher dickflüssiger ist, als die in der Kanne sich vorfindende, ebenfalls von ihnen ausgeschiedene Flüssigkeit, die sich übrigens schon bei noch geschlossenen, jungen Blättern dort vorfindet. Dieses ausgeschiedene Drüsensekret löst nun den verwendbaren Teil des Tierkörpers auf und der unaufgelöste Rest fällt von der Drüse ab, wenn diese durch Absorption an der Oberfläche trocken wird. Meistens aber werden die Überreste durch die in der Kanne befindliche Flüssigkeit herabgespült.

Die Ausspülung kann auf verschiedene Weise stattfinden, entweder durch das Steigen der Flüssigkeit oder durch schaukelnde Bewegung derselben, welche durch mechanische Bewegung der Kannen, bzw. der Kannenblätter hervorgerufen wird. Das frische Material der nicht aufgelösten Tierkörper findet sich immer an der Oberfläche der



Bringt man diese meine Beobachtungen mit den von Goebel 1889 zusammengestellten, und von mir durch Kontrollversuche nachgeprüften Erscheinungen in Zusammenhang, so ergeben sich für die Nepentheskanne verschiedenartige Absorptionen:

1. Normale Kannen, in welchen sich Insekten befinden, enthalten eine schwach saure Flüssigkeit. (Ameisensäure, Goebel 1889.) Diese Flüssigkeit wirkt als chemischer Reiz auf die Drüsen, wenn mit ihr benetzte Insekten mit denselben in Berührung kommen.

2. Sie leitet die Verdauung ein, so daß von ihr durchtränkte Insektenleiber, wenn sie von der Kannenwandung unter den Drüsenschälern auf die Drüsen gelangen, rascher aufgelöst und absorbiert werden können.

3. Die in die Kannenflüssigkeit gelangenden Insekten können von dieser vollständig aufgelöst werden mit Ausnahme der Chitinpauzer, welche sich als Bodensatz vorfinden. Ob die aufgelösten organischen Substanzen durch die Drüsen der Flüssigkeit entzogen, oder ob die Lösung immer als solche absorbiert wird, ist noch zu untersuchen.

Die Frage nach den die Ausscheidung von Flüssigkeit bedingenden äußeren Faktoren bleibt vorläufig noch eine offene. Sicher ist bloß die Tatsache, daß nicht etwa die Epidermiszellen, sondern die Drüsen die Flüssigkeit ausscheiden. Daß man es aber wirklich mit ausgesprochenen typischen Sekretions- bzw. Absorptionsdrüsen zu tun hat, ergibt sich als unumstößliche Tatsache aus deren anatomischen Bau. Sie stimmen nämlich im Prinzip mit den sitzenden Drüsen von *Drosophyllum* überein. Die im allgemeinen sehr flache, meistens ovale, kuchenförmige Drüse besteht aus einer zwei- bis dreischichtigen Sekretions- bzw. Absorptionsscheibe, unter welcher eine Lage von Zellen folgt, deren Außen- und Radialwände allerdings nur schwach cutinisiert sind. Diese bildet die Zwischenschicht zwischen der Sekretionsscheibe und den unter ihr liegenden Tracheidenzellen, welche durch Tracheidenstränge mit den Gefäßbündeln direkt zusammenhängen (Taf. X Fig. 20 und 21). Die epidermale Schicht der Drüse ist mit einer siebartigen Cuticula überzogen, deren Poren bedeutend größer und darum leichter wahrnehmbar sind, als z. B. diejenigen der sitzenden Drüsen von *Drosophyllum*. Die äußerste Zelllage der Drüse zeichnet sich durch große, tiefe Zellen aus, welche meistens bedeutend größer sind als die der zweiten Schicht, was besonders bei jenen nicht seltenen Formen zutrifft, wo sich die



Die Zellen des mittleren Abschnittes des Wulstgrates strecken sich zunächst und teilen sich dann durch eine Membran. Die vorderen Tochterzellen tun dasselbe ein oder mehrere Male durch zur ersten parallele Membranen. Nun können sich die den primären Gratzellen vorgelagerten Zellen längsteilen, worauf dann die Zellen, welche die Gratzellen umgeben, sich derart vergrößern, daß die letztern dadurch zu Zentralzellen des Wulstes werden. Die Entwicklung der genannten Gebilde kann sich aber auch so vollziehen, daß die primären Gratzellen sich durch eine Längswand in zwei Räume zerlegen und die ihnen vorgelagerten Zellen ebenfalls Längsteilung vornehmen (Taf. IX Fig. 11—14). Wenn die Überdachung fertig erstellt ist, findet eine starke Verdickung der Membranen aller Zellen dieses Gebildes statt, besonders aber in den Kanten und der einschichtigen Partie dieses Drüsendaches.

Während seiner Entwicklung findet jedoch auch die der Drüsen selbst statt. Durch subepidermale Zellen, welche infolge Zellwucherung die primären Drüsen emporwölben, entsteht ein Gebilde, das anfänglich, meistens aber dauernd aus einer Sekretionsscheibe, die sich aus einer epidermalen und einer subepidermalen Schicht zusammensetzt, und einer Grenz- oder Zwischenschicht besteht. Diese wird unten durch eine Gruppe von Tracheidenzellen begrenzt, welche bereits schon vorhanden sind, wenn sich die Kannen öffnen, um in Funktion zu treten. Die Bildung einer eventuell dritten Schicht der Sekretionsscheibe vollzieht sich durch Teilung einzelner oder aller Zellen der zweiten, d. h. der subepidermalen Schicht.

Die Membranleisten, welche schon in den Drüsen der noch geschlossenen Kannen in ihren Anfängen angelegt werden, verstärken und vergrößern sich nach Eröffnung der Kanne. Vergleicht man die Drüsen im Kanneninnern miteinander, so macht man die Entdeckung, daß namentlich bei jungen Kannen die größten und am besten ausgebildeten Drüsen gegen den Fuß hin zu treffen sind, die kleinern und weniger vollkommenen aber mehr nach oben hin. Bei alten Kannen ist jedoch die Differenzierung der Drüsen viel geringer als bei jungen.

Die Honigdrüsen des Deckels (Taf. X Fig. 24) zeigen fast vollständig die gleiche Entwicklung wie die oben beschriebenen. Der einzige Unterschied besteht namentlich beim Deckel in einer sich etwas anders vollziehenden Entwicklung des die Drüsen überdachenden Gebildes. Die Nektardrüsen der Unterseite des Deckels liegen

eine kleine Öffnung mit der Außenwelt kommuniziert und durch welche die mittlere Partie der Drüse sichtbar ist. Der von der Drüse ausgeschiedene Nektartropfen kann so nicht abfallen, wohl aber von den Insekten genascht werden. Auch diese Drüsen besitzen in ihrer Basis mehrere Dracheidenzellen.

***Aldrovandia vesiculosa* Monti.<sup>1)</sup>**

(Taf. XI, XII, XIII.)

Durch sorgfältige Untersuchungen an lebendem und totem Material, besonders aber an Querschnittserien von in Paraffin eingebetteten Objekten, war es mir möglich, die in den bereits vorhandenen Arbeiten niedergelegten Resultate teils durch neue Momente zu stützen und zu bestätigen, teils zu erweitern und zu vervollständigen. Ich richtete mein Augenmerk hauptsächlich auf die Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Drüsen und auf die Träger derselben.

An dem fast drehrunden Stamme (Taf. XI Fig. 3) sitzen 8—9-zählige Quirle von Blättern (Taf. XIII Fig. 42, Taf. XXI Fig. 5). Diese sind an ihrer Basis rings um den Stengel herum verwachsen. Jedes Blatt zerfällt in einen Stiel und eine zweiteilige Blattscheibe. An der Übergangsstelle vom Stiel zum Blatt finden sich 5—6 Borsten (Taf. XI Fig. 1, Taf. XII Fig. 1).

Der Stiel ist keilförmig und platt; er besteht aus einer einschichtigen oberen und einer einschichtigen unteren Wand, welche durch Parenchymlamellen versperrt werden (Taf. XI Fig. 4). Diese letzteren sind auch in ihren mittleren Abschnitten nur eine Zelle mächtig, an den Verwachsungsstellen mit den Stielwandungen sind sie jedoch verstärkt. Auch die Ränder des Blattstieles zeigen meistens die gleiche Erscheinung. Die Parenchymlamellen schließen große Hohlräume ein, welche mit Luft erfüllt sind, wodurch das spezifische Gewicht geringer wird und die Pflanze infolgedessen im Wasser schwimmt. Sticht man mit einer feinen Nadel alle diese Hohlräume auf, so daß sie sich mit Wasser füllen, so sinken die so mißhandelten Blattquirle zu Boden. Das zeigt deutlich, daß die Struktur der Blattstiele mit dem Schwimmen zusammenhängt, nicht die bei geschlossenen Blattscheiben in denselben vorhandenen Luftblasen. Die Parenchymlamellen sind auf der Ober- und Unterseite des Stieles als ein Maschenwerk erkennbar; die verdickten Basen derselben schimmern nämlich durch die einschichtige Wandung des Stieles (Taf. XI Fig. 1f).

---

1) Dieses Untersuchungsmaterial wurde mir von Herrn Dr. Hegi, Kustos am botanischen Garten in München, zur Verfügung gestellt.



Ein dunkler, durchschimmernder Streifen bildet ferner die Mittellinie des Stieles. Aus dem Querschnitt geht hervor, daß dieser Strang nichts anderes als das aus dem Stamm abzweigende Leitzellenbündel ist, welches mitten durch den Blattstiel nach der Gelenkstelle der Blattscheibe zieht. Es ist eingeschlossen durch eine Scheide von Parenchymzellen, welche letztere, da das Ganze gut geschützt und versperert ist, wiederum im Zusammenhang mit zwei Parenchymlamellen steht. Meistens findet sich über und unter dem Leitzellenbündel noch ein in bestimmten Abschnitten wieder unterbrochener kleiner Hohlraum, der ebenfalls mit Luft gefüllt ist. Dieses Leitzellenbündel besitzt nur an der Basis des Blattstieles, soweit als die Verwachsung mit den Nebenblättern reicht, 1—3 centrale Ringgefäße; im weiteren Verlaufe sind solche nicht mehr vorhanden, wie Caspary ganz richtig nachgewiesen. Die Hohlräume des Blattstieles setzen sich als lange, schmale Räume in die Borsten hinein fort, was äußerlich leicht wahrnehmbar ist. Die einzelnen Zellen des Blattstieles sind 4—7mal so lang als breit und annähernd gleich tief wie breit. Alle Zellen des Blattstieles, die Leitzellen ausgenommen, besitzen Chlorophyllkörner. Diese sind besonders häufig in den Wandungen, weniger zahlreich jedoch in den Zellen der Parenchymleisten und der Parenchymascheide des Leitbündels. Die Außenseite des Blattstieles trägt eine beträchtliche Anzahl von zweiarmligen „Drüsen“, welche aber nur bei jungen Pflanzen vollständig erhalten, bei älteren Blättern hingegen meistens bis auf wenige Exemplare abgebrochen und nur noch durch deren zweizellige Spuren erkennbar sind. Die Zahl dieser Drüsen bzw. ihrer Überreste beträgt per Blattstiel 700—900. Die große Hinfälligkeit dieser Gebilde ist offenbar ein Beweis dafür, daß sie für das ausgewachsene Blatt keinen Wert mehr besitzen. Ihre Häufigkeit hingegen deutet darauf hin, daß die Epidermis des gesamten Blattes auf ihrer ganzen Ausdehnung jene Organe anlegt, welche im vorderen Abschnitte des Blattes, d. h. in der Blattscheibe, einen ganz bestimmten Zweck haben und diesem entsprechend noch weiter modifiziert werden. Der Blattstiel ist eben ein Teilstück des ganzen Blattes. Ein und dasselbe Organ, in diesem Falle das Blatt, scheint im Jugendzustand auf seiner ganzen Ausdehnung diejenigen Gebilde zu entwickeln, welche es für sein späteres Leben bedarf und zwar auch dann, wenn durch nachträgliche Modifikation des ganzen Organs nur ein bestimmter Teil desselben dem im embryonalen Zustand angestrebten bestimmten Zweck zu dienen

Frage stehenden Gebilde oder ein Rückbilden und Wegfall als Folge von sich nachträglich einstellender Nutzlosigkeit eintritt.

Die Borsten (Taf. XI Fig. 1, 5—11; Taf. 21 Fig. 5 und 6), in der 5- oder 6-Zahl vorhanden, entspringen am breiten Ende des Blattstieles und bilden seine direkte Fortsetzung, indem sich die Hohlräume und Parenchymlamellen des Blattstieles in dasselbe hinein fortsetzen. Sie sind mindestens so lang wie der Blattstiel, dem sie entspringen, und im ausgewachsenen Zustand immer beinahe doppelt so lang wie die Blattscheibe. Sie enden fast ohne Ausnahme in drei spitz ausgezogene, starre, wasserhell durchsichtige Stacheln, welche eine verstärkte massive, ziemlich scharfe Spitze besitzen. Die Fußstücke dieser drei Spitzenzellen sind ineinander verkeilt und miteinander verwachsen (Taf. XI Fig. 5 *ez*), was dem Zwecke erhöhter Widerstandsfähigkeit gegen Anprall dienlich ist. Der unmittelbar hinter den Spitzenzellen gelegene Abschnitt ist auf die Ausdehnung von 1—3 Zellen massiv (Fig. 6), während sich weiter unten, im Innern der Borsten, ebenfalls Hohlräume vorfinden. Die Wandung der Borsten besteht aus sehr langen Zellen und ist meistens dadurch verstärkt, daß sich die Fußstücke der versperrenden Parenchymlamellen durch Zellteilung verbreiten, wodurch sie Form von T-Balken erhalten und somit die Wandung der Borsten an vielen Stellen zweischichtig wird, was als unbedingte Notwendigkeit erscheint, wenn man die Längenausdehnung dieser Gebilde mit der Querschnittfläche vergleicht und zudem die Funktion derselben in Betracht zieht. Zahlreiche Epidermiszellen ragen einzeln mit ihren vordern Enden aus dem Niveau der Epidermis hervor und sind in spitze Stacheln ausgezogen. Diese so umgeformten Epidermiszellen — Stachelzellen — enthalten, soweit sie im Niveau der Epidermis verlaufen, Chlorophyllkörner wie die andern Epidermiszellen; dagegen fehlen diese in den, Sägezähnen ähnlichen, abstehenden vorderen Enden, welche letztere ebenfalls hell durchscheinend sind wie die drei Endzellen. Gegen die Basis der Borsten hin werden diese Stachelzellen immer undeutlicher und verschwinden schließlich ganz. Diese Borstenstacheln erhöhen den Zweck der Borsten, als Schutzeinrichtung für die zarte Blattscheibe.

Der interessanteste Teil des Blattes ist die aus zwei Teilen bestehende Blattscheibe. (Taf. XI und XII.) Jede Spreitenhälfte hat die Form eines Kreissegmentes, welches ca. zwei Drittel der Kreisfläche beträgt. Die begrenzende Sehne ist das Gelenk, welches die beiden gegeneinander beweglichen Scheibenhälften verbindet. Jede







































zenden Epidermiszellen. Die peripheren Köpfe der äußersten Gruppe dieser Zellen sind konkav ausgewölbt, so daß die Basalzellen der Drüsen durch eine möglichst große Fläche mit ihnen in Kontakt stehen. Das zeigt sich besonders deutlich im Längsschnitt durch das Blatt (Taf. XIV Fig. 4). Diejenigen Parenchymzellen, welche an den Basalzellen der Drüsen entspringen, sind im allgemeinen etwas länger und zeigen einen direkteren Verlauf als die übrigen. Gewöhnlich erstreckt sich die Verbindung zwischen Drüsenbasalzelle und Stärkescheide über drei solcher Zellen. Die innerste grenzt an eine plumpe Parenchymzelle, welche letztere die direkte Verbindung mit der Scheide vermittelt.

Ein eigentümliches Verhalten zeigt die Epidermis, welche aus langen, in der Längsausdehnung des Blattes verlaufenden Zellen besteht. Die Epidermis ist überall in ihrer ganzen Ausdehnung mit Drüsen bedeckt (Taf. XIV Fig. 1). Diese sind in rinnenförmig vertiefte Längsbahnen — Drüsenkanäle — eingeordnet. Bald stehen sie einzeln, meistens aber in Gruppen von 2—6 Drüsen. Diese rinnenförmige Vertiefung der Drüsenbahnen wird von Strecke zu Strecke durch nach außen vorgewölbte Spaltöffnungen unterbrochen. Das Hervortreten derselben ist für ihre Funktion von größter Wichtigkeit; denn die Rinnen werden vom Sekret der Drüsen angefüllt, und wenn die Spaltöffnungen auf gleichem Niveau mit diesen lägen, würde ihre Tätigkeit gehemmt, wenn nicht ganz verhindert. Bei den jungen Blättern wechselt ziemlich regelmäßig eine Drüsenbahn mit einer anfänglich noch schwach konvex nach außen gewölbten drüsenlosen Epidermiszellenreihe ab. Bei älteren Blättern, und zwar hauptsächlich in ihrem untern Abschnitt, finden sich je 2—3 Zellreihen als säulenförmiges, trennendes Glied zwischen je zwei Drüsenkanälen. Diese Zellen sind aus der ursprünglich nur aus einer Zellreihe bestehenden, drüsenlosen Bahn durch Längsteilung hervorgegangen, wodurch eine Vergrößerung der peripheren Oberfläche ermöglicht wurde, obschon beim Dickenwachstum des Blattes die Drüsenkanalzellen sich nur unwesentlich beteiligen und gegenüber den Zellen der trennenden Säulen im Wachstum zurückbleiben. Das Blatt weist durchschnittlich 32—42 Drüsenkanäle und ebenso viele drüsenlose säulenförmige, die Kanäle trennende Leisten auf. Die Drüsenbahnen enthalten, wie bereits erwähnt, neben den sitzenden und gestielten Drüsen noch die Spaltöffnungen.

Folgende Tabelle gibt Aufschluß über die Zahl dieser Epidermisgebilde.





























































































- Fig. 7. Folgende blatteinwärts liegende Zone; die sitzenden Drüsen sind bedeutend umfangreicher als die zwischen ihnen liegenden Spaltöffnungen.
- „ 8. Innerste, die Mittelrippe begleitende Zone der Blattoberseite.
  - „ 9. Querschnitt durch die Mittelrippe; die längs verlaufenden Seitenwände der Epidermiszellen auf der Blattunterseite sind in Falten gelegt, weil beim ausgebreiteten Blatte ein seitlicher Druck auf diese Zone ausgeübt wird.
  - „ 10. Eine mit langem Zellkern versehene Zelle aus dem Rande des Siebteils.
  - „ 11. Randpartie der Blattoberseite. *DZ* Drüsenzellen.
  - „ 12—16. Endstücke des Wassergefäßsystems am Blattrande.

**Taf. IX. — *Sarracenia flava* L. und *Nepenthes* Raffl. Jack.**

- Fig. 1—15. Entwicklung der Drüsenüberdachung von *Nepenthes*; Fig. 8—10 die eine Entwicklungsart, Fig. 11—14 die andere darstellend. Fig. 15 eine ausgewachsene Überdachung mit stark verdickten Membranen.
- „ 16. Unterer Abschnitt des Schlauchblattes von *Sarracenia flava*. *M* Massiver Blatteil, Blattstiel; *A Sch* Absorptionsschicht; *RZ* Reusenhaarzone.
  - „ 17. Querschnitt durch die Absorptionszone eines jungen Blattes.
  - „ 18. Flächenansicht derselben.
  - „ 19. Flächenansicht derselben in etwas vorgerückterem Entwicklungsstadium.
  - „ 20. Flächenansicht derselben beim ausgewachsenen Blatte. Sekundäre Membranen (Membranleisten) erstrecken sich zwischen den Wandungen der primären Zellen; die äußere Membran ist mit einer porösen Cutinschicht überzogen.
  - „ 21. Längsschnitt durch die ausgewachsene Absorptionszone; Übergang derselben in die Reusenzone.
  - „ 22. Einige Zellen der Absorptionsschicht. Die Membranen sind dunkel, die zu sekundären Membranen verbreiterten Zellulosenleisten dagegen heller gehalten. In der zweiten Zellage finden sich dunkle Knollen; es sind Absorptionsprodukte.
  - „ 23 und 25. Entwicklungsstufen der Reusenhaare.
  - „ 24 und 26. Dieselben, aber im Längsschnitt.
  - „ 27. Längsschnitt durch Reusenhaare in vorgerückterem Entwicklungsstadium.
  - „ 28. Dasselbe in der Flächenansicht.
  - „ 29—35. Entwicklung der Nektardrüsen auf der Unterseite des Deckels. Fig. 29 *a* Längsschnitt, *b* Flächenansicht.
  - „ 36. Borste der Unterseite des Deckels, *a* Querschnitt, *b* Längsschnitt, *c* Radialmembran des Fußstückes der Borste.
  - „ 37. Querschnitt durch die mittlere Partie des Deckels mit dem medianen Gefäßbündel.

**Taf. X. — *Nepenthes Rafflesiana*. Jack.**

- Fig. 1—11. Entwicklung der Drüsen und deren Überdachung.
- „ 1. Flächenansicht der Drüsenzzone einer ganz jungen Kanne; die dunkel gehaltenen Zellgruppen sind die primären Drüsenzellen.
  - „ 2. Längsschnitt durch diesen Teil der Drüsenzzone; die Epidermiszellen enthalten sehr große, rundliche Kerne, alle Zellen sind nach Inhalt und Form noch gleich.

- 20. Längsschnitt durch eine Drüse.
- 21. Querschnitt durch die obere Partie der Drüse; der über sie weg gespannte Bogen ist der Querschnitt durch die Überdachung.
- 22. Eine Zelle der Sekretionsschicht der Drüse.
- 23. Äußere Membran einer Drüsenzelle; die kurzen Membranleisten sowie die Poren der Cuticula sind erkennbar.
- 24. Querschnitt durch die mittlere Partie des Deckels mit einer Nektardrüse, über welcher sich das Gefäßbündel befindet.

**Taf. XI. — *Aldrovandia vesiculosa* Monti.**

**Fig. 1.** Ausgewachsenes Blatt eines Blattquirls mit acht Blättern von oben gesehen. *a* Stamm, *b* Blattstiel, *c* Borsten (6), *d* Blattscheibe, vollständig geschlossen; I. Randzone; II. Zone der zweiarmigen Drüsen der Außenseite, welcher auf der Innenseite die Zone der vierarmigen Drüsen entspricht; III. drüsenlose Zone; IV. innere Hauptzone der zweiarmigen Drüsen, welcher auf der Innenseite die Zone der dichtgedrängten, runden Drüsen entspricht; V. Gelenkzone; VI. Blattspitze; VII. Luftblase zwischen den inneren Abschnitten der Blattscheibenhälften; *e* Leitzellenbündel als dunkler Streifen durchschimmernd; *f* durchschimmernde Parenchym-









Fig. 38. Übergang aus der dreischichtigen in die zweischichtige Partie der Blattscheibe (Taf. VII Fig. 1). *vg* Verschlussgrenze; *sdvd* Zone der Verdauungsdrüsen; *mz* mittlere Zellschicht unmittelbar hinter der Verschlussgrenze endigend.

- „ 34. Querschnitt durch die Blattscheibe eines sehr jungen Blattes; *e* Epidermis *mz* mittlere Zellschicht; *l* primäre Leitzelle.
- „ 35—39. Querschnitt durch etwas ältere Blattscheiben, woraus ersichtlich ist, wie sich die beiden Scheibenhälften entwickeln; in Fig. 39 zeigen sich bereits zu Drüsen oder Trichomen bestimmte papillenförmig vorgewölbte Epidermiszellen.
- „ 40—41. Weitere Entwicklung der Blattscheibe. *rs* Randsaum; *kr* Kreuzdrüsen; *st* sensibles Trichom; *vd* Verdauungsdrüsen; *sd* zweiarmsige Drüsen; *Mz* mittlere Zellschicht; *l* Leitzellenbündel; *gz* Gelenkzellen.
- „ 42. Ein Blattquirl mit acht Blättern.
- „ 43. Partie der drüsenlosen Zone des äußeren Abschnittes der Blattspreite.

#### Tafel XIV. — *Byblis gigantea* Lindl.

Fig. 1. Stück der Blattoberfläche, vier Drüsenbahnen und vier drüsenlose säulenförmige Zellreihen enthaltend. Zwei der Drüsenreihen sind durch je eine Spaltöffnung unterbrochen.

- „ 2. Querschnitt durch die Randpartie des Blattes. *DA* Drüse nach Absorption animalischer Substanzen, *D* Drüse vor der Absorption.
- „ 3. Querschnitt durch die Randpartie des Blattes. Die Verankerung der gestielten Drüsen *GD* ist dargestellt.
- „ 4. Längsschnitt durch den Rand des Blattes; er zeigt eine aus viel Drüsen bestehende, dichtgedrängte Drüsengruppe, deren Basalzellen in die mit konkaven Köpfen versehenen angrenzenden Parenchymzellen versenkt sind.
- „ 5. Querschnitt durch das Blatt; die Gefäßbündel sind nur schematisch eingezeichnet. *sD* sitzende Drüsen, *Sp* Spaltöffnung, *gD* gestielte Drüse.
- „ 6. Sektor aus dem Querschnitt durch das Blatt mit Epidermis, Parenchym, Stärkescheide und Gefäßbündel. *Sp* Spaltöffnung, *P* Parenchym, *St* Sch Stärkescheide.

#### Tafel XV. — *Byblis gigantea* Lindl.

Fig. 1. Die kolbenförmig angeschwollene Blattspitze.

- „ 2. Längsschnitt durch die Blattspitze; das Parenchym *P* ist zugunsten von Netzfaserzellen auf 3—2 Zellreihen reduziert. Im Centrum liegt die Spitze der drei hier verschmolzenen Gefäßbündel *G*. *Wsp* Wasserspalte.
- „ 3. Querschnitt durch die Blattspitze. Im Centrum liegt das Gefäßbündel *G*, dann folgt der voluminöse Teil der Netzfaserzellen *NZ*, ferner das 1—3-schichtige, aus kleinen Zellen bestehende Parenchym *P*, welches nach außen von der Epidermis *E* umgeben ist.
- „ 4. Eine gestielte Drüse.
- „ 5. Längsschnitt durch den oberen Abschnitt einer gestielten Drüse. *G* Gelenk- oder Centralzelle, *K* Köpfchenzelle, *St* Stielzelle.















































dieser Trennungsschicht beinahe bis zur äußeren Spitze sich erstrecken und es halb verschließen.

Der Bündelverlauf nach den Samenanlagen und die Bündelstruktur sind wie bei *Z. muricata*.

*Zamia integrifolia*.

Diese Samenanlagen sind mehr oder weniger sechseckig, entsprechend ihren sechs Gefäßbündeln.

Die drei Schichten des Integuments sind deutlich zu sehen. Die Epidermis ist wie bei *Z. muricata*; das äußere Fleisch besteht aus weichem Parenchym mit wenigen großen Gummischläuchen. Das Mikropylröhrchen ist kreisförmig im Querschnitt mit einer wohl entwickelten Epidermis.

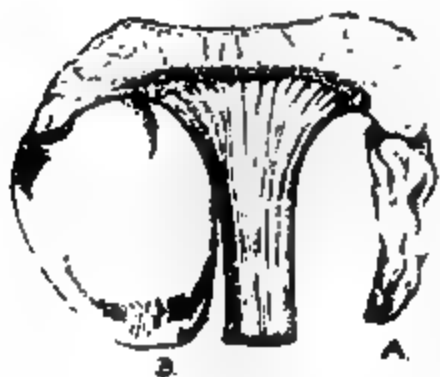


Fig. 19. *Z. integrifolia* (1,5 mal vergr.) Fruchtblatt mit abortierten Samenanlagen.

Fig. 20. *Z. integrifolia*. Längsschn. durch *A* Fig. 19. *A* Äußeres Fleisch, *AV* Äußeres Leitbündel, *I* noch nicht differenzierte Steinschicht und inneres Fleisch, beide verschrumpft, *N* Nucellus, *B* Leitbündel.

Fig. 21. *Z. integrifolia*. Längsschnitt durch *B* Fig. 19. Erklärung wie in Fig. 20. *AV'* Addiertes äußeres Bündel, *T* Trennungslage, *W* inneres Fleisch, *s* Stein.

Nach jeder Samenanlage läuft ein einziges Bündel des Sporophylls; dieses teilt sich wie bei *Z. muricata*, nur mit dem Unterschied, daß sechs Bündel in die äußere fleischige Schicht laufen.































































































spross ein rudimentäres, lediglich von früheren Formen ererbtes Organ geworden, welches seine Funktion aufgegeben hat. In der Gruppe der Commelinaceen ist dieser Reduktionsprozess noch weiter vorgeschritten, so daß wir eine ganze Anzahl von Arten finden, wo ein radiärer Spross überhaupt nicht mehr zur Ausbildung kommt (Fig. 8). Manche derselben sind kriechende Formen, welche sich

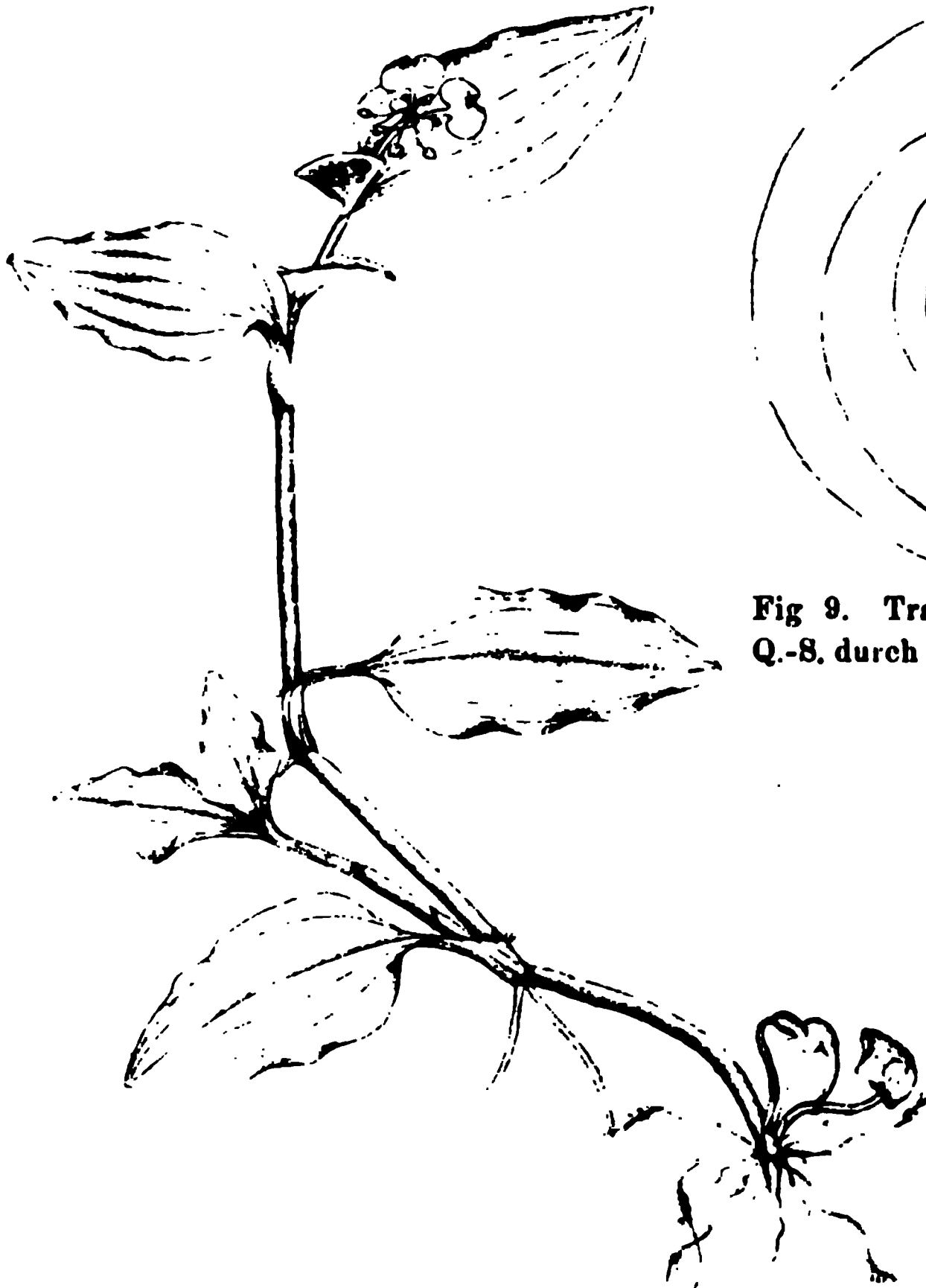


Fig 9. *Tradescantia navicularis*.  
Q.-S. durch den Vegetationspunkt.

Fig. 8. *Commelina bengalensis*. Dorsiventral gebaute Pflanze  
mit hypogäischen Blüten.

jedoch unter Umständen aufrichten können. In solchen kriechenden Formen ist die Dorsiventralität sehr deutlich ausgeprägt und es ist mit derselben stets auch eine asymmetrische Gestaltung der Blätter verbunden, was jedoch später zu besprechen ist. Bei den aufgerichteten Formen, wie *Tradescantia virginica*, finden wir bilaterale



































erhielt ich von Herrn Dr. Küster in Halle weiteres Material. Aber auch dieses zeigte keine Ähnlichkeit mit der zitierten Abbildung. Die Blüten sahen aus wie die normalen, nur kleiner und schienen etioliert. Als ich endlich im Münchener Gewächshaus selbst solche Blüten fand, wurde es mir zur Gewissheit, daß die Abbildung Wights nicht richtig sei. Es entsprangen die Blüten immer an ganz kurzen Seitenzweigen der unterirdischen Sprossachsen. In einigen Fällen traten diese Seitensprosse über die Erde, wuchsen dann zu 12 oder 16 cm langen chlorophyllführenden Trieben heran, und die entspringenden Blüten erreichten die normale Grösse und auch die normale Färbung. Selbstbefruchtung, die auch bei normalen Blüten, der Commelinaceen häufig ist, ist hier die Regel, und vollzieht sich auf ganz gleiche Weise. Möglich ist es, daß diese falsche Abbildung Wights dadurch erklärlich wird, daß derselbe, wie er selbst schreibt, auf konserviertes Material angewiesen war. Vergleiche auch meine Abb. 8.

### Öffnen und Schließen der Blüten.

Während der Blütezeit kann man selten früh genug kommen, um das Aufblühen zu beobachten. Es findet gewöhnlich schon in frühester Morgenstunde statt. Kerner erwähnt, daß *Tradescantia virginica* zwischen 5 und 6 Uhr des Morgens sich öffnet und sich gegen 4 Uhr nachmittags wieder schließt. *C. cristata* öffnet im Monat Januar ihre Blüten zwischen 5 und 6 Uhr morgens, also wenigstens zwei Stunden vor der Dämmerung. Wenn auch die Zeit des Aufblühens keine konstante ist, so muß uns doch die Regelmäßigkeit wundern, mit welcher dieses auch in den auf stets gleicher Temperatur gehaltenen Räumen des Gewächshauses sich vollzieht.

Die Dauer der Blüten beträgt bei den meisten Commelinaceen nur einen Tag. Beobachten wir eine solche Blüte, welche viele Haare an den Filamenten besitzt, so nehmen wir wahr, daß die Blütenblätter gegen 4 Uhr nachmittags sich leise zu falten beginnen und die Staub- und Fruchtblätter umschließen. Gegen Abend sehen wir die Kronblätter etwas mehr geschrumpft und sie liegen noch fester an. Versucht man ein solches Kronblatt wegzuziehen, so leistet es einen ziemlichen Widerstand, so daß man dabei häufig das Kronblatt zerreißt. Am nächsten Morgen ist abermals eine Änderung zu verzeichnen. Die Blüten haben sich nicht mehr geöffnet, Staub- und Kronblätter sind sehr häufig abgefallen oder brechen doch bei der leisesten Berührung ab. Was aber besonders auffällt, ist die

Tatsache, daß die Blumenblätter mit Flüssigkeit gefüllt sind, von der am Abend vorher keine Spur vorhanden war. Diese Erscheinung ist vielleicht geeignet, ein Licht auf die Art und Weise zu werfen, durch welche das Abfallen der Blütenblätter zustande kommt.

Meinen Studien über Commelinaceen ließen sich noch manche andere Tatsachen anreihen, wenn es der Raum erlaubte, wie z. B. die Einrichtungen zur Kreuzbefruchtung, die Samenanlagenentwicklung, die Asymmetrie der Blätter u. a. Es mögen jedoch an dieser Stelle nur noch einige Beobachtungen Erörterung finden, welche sich auf die Samenanlagen und Samen beziehen und welche mir von systematischer Bedeutung zu sein scheinen. Man findet in allen Büchern die

Fig. 31. *Tinantia fugax*. Fruchtknoten, Querschnitt

Angabe, daß die Samenanlage der Commelinaceen ganz allgemein atrop sei. Wider Erwarten aber fand ich, daß diese Angabe nur für das Genus *Tradescantia* allgemeine Gültigkeit besitzt. In allen übrigen Commelinaceengenera dagegen ist der atrope Zustand lediglich ein Ausnahmefall. Die beigegefügte Skizze von *Tinantia fugax* (Fig. 31) zeigt bereits Samenanlagen, die jedenfalls die Bezeichnung atrop nicht verdienen. Bei ähnlichen Schnitten von *Cochlostema* oder *Pollia*, bei denen in einem Fruchtknotenfache zwei Samenanlagen vorhanden sind, besteht über die anotrope Struktur kein Zweifel.

Weiter fiel mir eine andere eigentümliche Struktur der Commelinaceensamenanlagen auf, die mit großer Regelmässigkeit überall

zu ersehen, eine Einschnürung der Samenanlage zu beobachten, die den kleineren Teil des Nucellus, welcher den Embryosack enthält, von den unteren größeren abteilt. Die Einschnürung wird hervorgerufen durch einen nach dem Nucellus gekehrten Auswuchs des äusseren Integuments. Diese Erscheinung ist an fertigem Commelinaceensamen bereits von Solms-Laubach (9) und Gravis (10) früher beschrieben worden. Doch verdient eben die Regelmässigkeit, mit welcher diese Erscheinung in der ganzen Familie auftritt, besondere Erwähnung. Neben dieser stets wiederkehrenden Erscheinung finden wir aber bezüglich der übrigen Eigenschaften des Samens eine grosse Mannigfaltigkeit der Ausbildung.

Die dünnwandige loculicide Kapsel ist für die Mehrzahl der Commelinaceen ein Charakteristikum. Sie fehlt bei den Pollicae, welche dafür eine fleischige Beere mit vielen Samen besitzen.

Wie wir es an anderer Stelle bereits ausgesprochen haben, sind die Pollicae wohl als die primitiveren Stammformen anzusehen. Sie besitzen Beerenfrüchte, und für solche sind sehr häufig hartschalige Samen charakteristisch. Sie werden ja im allgemeinen durch Vögel verbreitet und müssen deshalb durch harte Schalen gegen die Einflüsse der Sekrete von Magen und Darm geschützt sein. Dafs nun die kapselfruchtigen Commelinaceen gleichfalls mit durch Verkieselung hartschaligen Samen versehen sind, läfst sich durch ihre Abstammung von den beerenfruchtigen Pollicae erklären, und so führt uns diese Betrachtung über den Samen demnach zu dem gleichen Schlusse, zu dem wir auch bei der Besprechung der vegetativen Organe gelangt sind.

### Literatur.

1. Goebel, Organographie der Pflanzen I, pag. 79. Jena 1899.
2. — — Über Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorbringung. Sitz.-Ber. d. Kgl. Akad. d. Wiss., 1896.
3. Steinheil, Annales des Sciences Naturelles, 1835.
4. Schumann, Neue Untersuchungen über den Blütenanschluss. Leipzig 1890.
5. Masters, Journal of Linn. Soc. XIII. 1872. On the Development of the Androeceum in Cochlostema.
6. Masters, Gardeners Chronicle, 1868, pag. 264 und 323.
7. Ortgies, Regels Gartenflora pag. 164.
8. Wight, Icones Plant. Ind. VI. Tab. 2065.
9. Solms Laubach, Botanische Zeitung 1878. Über monocotyle Embryonen mit scheitelbürtigem Vegetationspunkt pag. 65, 81.
10. Gravis, Sur le Tradescantia Virginica. Bruxelles 1898.
11. Breitenbach, Über einige Eigentümlichkeiten der Blüten von Commelina. Kosmos 1885.
12. Hermann Müller, Arbeitsteilung bei Staubgefässen von Pollenblumen. Kosmos 1883, pag. 250.

## Zur Kenntnis des Zellinhaltes von *Derbesia*.

Von A. Ernst.

Hierzu Tafel XXII.

Bei Gelegenheit physiologischer und entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen an *Derbesia tenuissima*, über welche an anderer Stelle berichtet werden soll, habe ich im Schlauchinhalte dieser Siphonoe auffallend große und regelmässig gestaltete Kristalle aus Calciumoxalat gefunden. Bei höheren Pflanzen tritt Calciumoxalat in den verschiedensten Formen fast durchweg als Stoffwechselprodukt auf; das Vorkommen geformten Oxalates bei niederen Pflanzen, im besonderen bei Algen, ist dagegen erst für wenige Beispiele nachgewiesen. Es sei daher gestattet, an dieser Stelle über den für *Derbesia* neuen Inhaltskörper einige Angaben zu machen und denselben einige vorläufige Mitteilungen über Chloroplasten und Stärkebildung, sowie über die geformten Proteinsubstanzen im Schlauchinhalte der im Mittelmeere vorkommenden *Derbesia*arten [*Derbesia Lamourouxii* (J. Ag.) Sol., *D. tenuissima* (De Not.) Crouan und *D. neglecta* Berthold] vorausgehen zu lassen.

### I. Zur Morphologie und Physiologie der Chloroplasten der *Derbesia*arten.

Zur Charakterisierung einzelner Formen, wie auch zur Umschreibung weiterer und engerer Verwandtschaftskreise niederer Thallophyten bieten Morphologie und Entwicklungsgeschichte, auf welche sich die phylogenetische Systematik der höher differenzierten Pflanzen vorwiegend stützt, oft nur ungenügende Anhaltspunkte. Es ist daher in neuerer Zeit schon oft auf die Bedeutung des Zellinhaltes für die Umschreibung der systematischen Einheiten aufmerksam gemacht worden und einzelne der durch das Studium des Zellinhaltes neugewonnenen systematischen Merkmale, wie Form, Grösse, Lagerung der Zellkerne und Chromatophoren, die Chromatophorenfarbstoffe, Assimilations- und Stoffwechselprodukte, sind mit Erfolg zur Bestimmung von Verwandtschaftsverhältnissen und zur Charakterisierung von Formenkreisen verwendet worden.<sup>1)</sup> Von besonders grosser Be-

1) S. z. B.: G. Lagerheim, Studien ü. d. Gattungen *Conferva* u. *Mikrospora*, Flora od. allg. bot. Zeitung 1889 pag. 179—210. — G. Klebs, Flagellaten-

deutung für die Gattungsdiagnose haben sich dabei Gestaltung und Anordnung der Chromatophoren, ihre Form, Grösse, Färbung, das Vorkommen oder Fehlen von Pyrenoiden, Beschaffenheit und Bildungs-ort des ersten sichtbaren Assimilationsproduktes erwiesen. Auf Grund von Verschiedenheiten in diesen Merkmalen sind vermeintliche Entwicklungsstadien einer Art als selbständige Arten oder selbst als Vertreter verschiedener Gattungen<sup>1)</sup> erkannt worden. Aus einzelnen artenreichen, aber ungenau umschriebenen Gattungen<sup>2)</sup> wurden heterogene Gruppen ausgeschieden und die genauere Untersuchung der auf Grund cytologischer Merkmale getrennten Formen hat dann gewöhnlich auch weitere Unterschiede derselben im Entwicklungsgange und in der äusseren Gestaltung ergeben.

Zu diesen bekannten Tatsachen steht meine Wahrnehmung in einem gewissen Gegensatze, daß bei zweien der drei untersuchten *Derbesia*-arten, bei *D. Lamourouxii* und *D. tenuissima* eine außerordentliche Veränderlichkeit der Chloroplasten zu beobachten ist, und namentlich daß diejenigen beiden Arten (*D. tenuissima* und *D. neglecta*), welche auf Grund aller übrigen Merkmale als ganz nahe verwandt bezeichnet werden müssen, auffallende Unterschiede in der Beschaffenheit der Chloroplasten und in der Art der Stärkebildung zeigen.

Die Chloroplasten von *Derbesia Lamourouxii* stimmen in ihrer Gestaltung mit den seit den Untersuchungen von Schmitz<sup>3)</sup> und Schimper<sup>4)</sup> oft beschriebenen und abgebildeten Chloroplasten der Gattung *Bryopsis* überein. Die Innenfläche der bis 2 mm dicken

und Biologie einzelliger Algen. Öfvers. K. Sv. Vet.-Akad. Förh. 1897. — K. Bohlin, Utkast till de gröna Algernas och Arkegoniaternas Fylogeni. Upsala 1901. — A. Luther, Über *Chlorosaccus* nebst einigen Bemerkungen zur Systematik verwandter Algen. Bihang till Sv. Vet.-Akad. Handlingar Bd. 24 Nr. 13, 1899. — F. Blackmann und A. G. Tansley, A. Revision of the classification of the green algae. London 1903.

1) G. Klebs, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen (*Protosiphon-Botrydium*). Jena 1896.

2) G. Lagerheim, l. c. und Über das Phycoporphyrin, einen Conjugatenfarbstoff. Videnskabs-Selskabets Skrifter. I. Math.-naturv. Kl. 1895. Sep.-Abdr. pag. 10. — A. Ernst, Siphonienstudien I. (*Dichotomosiphon-Vaucheria*) Beih. z. bot. Zentralbl. Bd. XIII Heft 1, 1902.

3) Fr. Schmitz, Die Chromatophoren der Algen. Verh. d. naturh. Vereines d. pr. Rheinlande 40. Jahrg., 1883, Sep.-Abdr. pag. 100.

4) A. F. W. Schimper, Untersuchungen über die Chlorophyllkörper. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XVI, 1885, pag. 78.

und etwa 10 cm langen Schläuche kräftiger, an lichtreichen Standorten gewachsenen Pflanzen ist vollständig mit einer Schicht dicht gedrängter Chloroplasten bedeckt. Diese sind fast immer in der Längsrichtung des Schlauches gestreckt, spindelförmig oder unregelmäßig gekrümmt, oft an den Enden scharf zugespitzt und in der Mitte am breitesten (Fig. 1 Taf. XXII). Ihre Länge kann 17—35  $\mu$ , ihre größte Breite 5—7,5  $\mu$  betragen. In dem gleichmäßig gelblichgrünen Stroma dieser grossen Chloroplasten von Lichtpflanzen finden sich ausnahmslos als Einschlüsse die durch hellere Färbung scharf hervortretenden Pyrenoide. In kürzeren Chloroplasten findet sich gewöhnlich ein einziges im mittleren Teile, in den langgestreckten dagegen sind 2—3 Pyrenoide nicht selten. Reaktionen und Färbungen an fixiertem Material ergeben die vollständige Übereinstimmung der Pyrenoide mit denjenigen von *Bryopsis*. Der kristalloidähnliche Pyrenoidkörper ist aus Proteinsubstanzen aufgebaut und wenigstens in den Chloroplasten älterer Schlauchteile von einer grösseren Zahl von Stärkekörnern oder sogar von einer dichten Schale kleiner, verklebter Stärkekörnchen umgeben. Andere Stärkekörner sind gewöhnlich im ganzen mittleren Teile der Chloroplasten, seltener auch in grösserer Entfernung von den Pyrenoiden nachzuweisen.

In der beschriebenen Gestalt und Differenzierung gelangen die Chloroplasten nur unter den günstigsten Vegetationsverhältnissen zur Ausbildung. Man findet nicht selten vegetativ gut ausgebildete Pflanzen mit fast lückenloser Chlorophyllschicht, deren Körner aber auffallend kleiner sind und wie die in Figur 2 Taf. XXII dargestellten, sogar nur 2—5  $\mu$  Länge und 1—2  $\mu$  Breite haben. In diesen kleinen scheibenförmigen Chloroplasten sind weder am lebenden Objekte noch durch Reaktion und Färbungen am fixierten Material unzweifelhaft Pyrenoide nachzuweisen. In denselben findet ebenfalls Stärkeproduktion statt. Die entstehenden Stärkekörner sind entweder in der Mitte des Chloroplasten in grösserer Zahl angehäuft oder ungleichmäßig im ganzen Stroma des Chloroplasten zerstreut. Die verschiedene Gestaltung der Chloroplasten wird namentlich durch die Intensität des Lichtes bestimmt. Lichtpflanzen zeigen gut ausgebildete Chloroplasten, Pflanzen von beschatteten Standorten oder aus grösserer Tiefe dagegen weniger gut entwickelte. Für experimentelle Untersuchungen ist *D. Lamourouxii* wenig geeignet. In der Kultur hält sie sich wohl längere Zeit, ist aber nur selten in normaler Weise zur Weiterentwicklung zu

*Vaucheria* erinnernden Arten, die in den großen Aquarien der zoologischen Station zu Neapel als ständige Gäste zu finden sind und sich sehr leicht kultivieren lassen, bieten hierfür geeigneteres Untersuchungsmaterial.

Bei *Derbesia tenuissima* sind unter günstigen Kulturbedingungen die Chloroplasten denjenigen von *Derbesia Lamourouxii* ähnlich. Bei bester Ausbildung in den rasch wachsenden, meistens 30—60  $\mu$  breiten Schläuchen beträgt ihre Länge 12—26  $\mu$ , die Breite 1—5  $\mu$ . Am lebenden Objekte sind in dem Stroma der Chloroplasten die Pyrenoiden als hellere, stark lichtbrechende Kugeln (Fig. 3 Taf. XXII) wahrzunehmen. Sie bestehen wiederum aus dem eigentlichen eiweißhaltigen Pyrenoid und einer bei dieser Art gewöhnlich so dichten Schale aus Stärkekörnern, daß nach Einwirkung von Jodlösungen das Pyrenoid meistens gleichmäßig blauviolett gefärbt erscheint. Daß die Jodreaktion nur durch die Stärkehülle bedingt wird, kann am lebenden Material leicht gezeigt werden. Läßt man zu einem Präparate während der mikroskopischen Beobachtung destilliertes Wasser oder Leitungswasser hinzutreten, so nimmt man fast augenblicklich in allen Schläuchen als Folge rascher Endosmose neben anderen Vorgängen<sup>1)</sup>, auf die hier nicht eingetreten werden kann, eine starke Quellung der Chloroplasten wahr. Als besonders quellungsfähig erweisen sich hierbei die Pyrenoidenkerne. Bei stärkerer Vergrößerung ist das Quellen derselben leicht zu verfolgen; die Stärkehülle wird bald in eine kleinere oder größere Anzahl von Teilstücken zersprengt, die sich in dem inzwischen zu einer Kugel zusammengeflossenen Stroma verteilen, während der eiweißartige Kern des Pyrenoids zum Teil vollständig in Lösung geht. Läßt man zu einem solchen Präparate mit starkgequollenen und desorganisierten Chloroplasten nunmehr Jodlösung treten, so färben sich innerhalb des homogenen Stromas die Teilstücke der früheren Pyrenoiden-Stärkehülle blau, die Reste des Pyrenoidenkerns gelb bis gelbbraun.

Wird eine am Fenster gewachsene Kultur von *Derbesia tenuissima* mit typisch gestalteten, langgestreckten und pyrenoidenhaltigen Chloroplasten in einiger Entfernung vom Fenster aufgestellt, so ändert sich die Gestalt der Chloroplasten je nach dem Grade der Lichtabnahme nach längerer oder kürzerer Zeit. Unter gleichzeitiger Verkürzung schwellen sie in der Mitte kugelig an, so daß sie zunächst (Fig. 4 Taf. XXII) gedrunken spindelförmig, in einem späteren Stadium

1) S. z. B. G. Berthold, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XIII, 1882, pag. 703.



(Fig. 5 Taf. XXII) scheibenförmig oder ellipsoidisch werden. Mit der Veränderung der Gestalt gehen auch Änderungen der inneren Struktur einher. Schon nach einigen Tagen sind deutliche Pyrenoide nur noch in wenigen Chloroplasten vorhanden. An deren Stelle im mittleren Teile der Chloroplasten ist etwa noch ein Häufchen Stärkekörner wahrzunehmen, in späteren Stadien (Fig. 5 Taf. XXII) ist auch durch Reaktionen und Färbungen von den Pyrenoiden nichts mehr nachweisbar. Vereinzelte Stärkekörner finden sich dagegen unregelmäßig im ganzen Stroma verteilt.

Wird die Kultur hierauf wieder hell beleuchtet, so nehmen die Chloroplasten in den jüngeren Schläuchen nach und nach die frühere langgestreckte Form an und es werden in denselben wiederum Pyrenoide mit Stärkehüllen erzeugt. Es bilden also offenbar die Pyrenoide bei *Derbesia Lamourouxii* und *tenuissima* nicht konstant vorhandene Organe der Chloroplasten. Die beiden *Derbesia*-arten zeigen vielmehr im Verhalten der Pyrenoide eine gewisse Übereinstimmung mit *Botrydium*, für welche Siphonoe Klebs<sup>1)</sup> gezeigt hat, daß die in den Chloroplasten der jungen Pflanzen vorhandenen großen Pyrenoide im normalen Entwicklungsgang fortwährend an Größe abnehmen, in ausgewachsenen Pflanzen vollständig verschwunden sind und nicht wieder erzeugt werden. Bei den beiden besprochenen *Derbesia* dagegen ist das Vorkommen oder Fehlen von Pyrenoiden nicht vom Alter der Pflanze, sondern von der Intensität des Lichtes abhängig. Bei ungenügender Beleuchtung bleiben die Chloroplasten klein, deutliche Pyrenoide sind nicht vorhanden und die Stärke ist im ganzen Stroma zerstreut; im Lichtoptimum sind die Chloroplasten langgestreckt, mit 1—3 Pyrenoiden („Stärkeherden“) versehen, die von Stärkekörnern in großer Zahl umgeben sind. Abnahme der Lichtintensität bewirkt Verkürzung der Chloroplasten, Auflösung der Pyrenoide; Steigerung der Lichtintensität bis zum Optimum dagegen Streckung und Oberflächenvergrößerung sowie Neubildung der Pyrenoide.

Bei *Derbesia neglecta* ist die bei den zwei anderen Arten unter dem Einflusse des Lichtmangels entstehende Form der Chloroplasten die typische. Unter allen Vegetationsbedingungen, welche ihr Gedeihen überhaupt erlauben, ändern sich Gestalt und Struktur ihrer Chloroplasten nur wenig. Sie zeigen stets die Form kreis-

1) G. Klebs, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und

förmiger oder ovaler Scheiben (Fig. 6—8 Taf. XXII) mit einem Längsdurchmesser von  $1,5 - 3,5\mu$  und einem Querdurchmesser von  $0,5 - 2,5\mu$ . Wie schon von Berthold<sup>1)</sup> und Schmitz<sup>2)</sup> beobachtet worden ist, fehlen Pyrenoide stets.

Jodreaktionen ergeben, daß die Stärkebildung im Innern der Chloroplasten von *Derbesia neglecta* abweichend von den beiden anderen Arten stattfindet. Während bei *D. Lamourouxii* und *tenuissima* auch in den pyrenoidenlosen Chloroplasten stets scharf umschriebene Stärkekörner im Stroma gebildet werden und bei gleichzeitiger Einwirkung von Chloralhydrat und Jodlösung die gequollenen Stärkekörner sich blau färben, das ebenfalls gequollene Stroma gelb bis gelbbraun gefärbt wird, zeigen die Chloroplasten von *D. neglecta* stets einheitliche Reaktion. Ein Teil der Chloroplasten (die große Mehrzahl in jungen Schlauchteilen) wird durch Jod gleichmäßig gelb bis braun gefärbt; sie sind stärkeleer.\* Stärkehaltige Chloroplasten dagegen zeigen je nach dem Grade des Stärkegehaltes verschiedene Reaktion; ein geringer Stärkegehalt bedingt eine graubraune, ein größerer Gehalt eine bläuliche bis blauschwarze Färbung. Namentlich in älteren Schlauchteilen finden sich außer den grünen, mehr oder weniger stärkehaltigen Körnern ähnlich gestaltete, farblose (Fig. 6—8 Taf. XXII), welche sich bei Zusatz sehr verdünnter Jodlösung blau färben, bevor irgend welche Farbenänderung der grünen Chloroplasten erfolgt. Sie scheinen aus reiner Stärke zu bestehen und sind demnach nicht mehr als stärkehaltige Chloroplasten, sondern als Stärkekörner zu bezeichnen.<sup>3)</sup> In den chlorophyllosen, als Rhizoiden funktionierenden Teilen sind stets größere Mengen dieser Stärkekörner, dagegen keine oder nur wenige Chloroplasten im Plasma vorhanden.

1) G. Berthold, Zur Kenntnis der Siphonaceen und Bangiaceen. 1. Einiges über d. Verhalten der Kerne bei marinen Siphonaceen. Mitteilungen a. d. zoolog. Station zu Neapel Bd. 2, 1881, pag. 77. — Über d. Verteilung der Algen im Golfe von Neapel nebst einem Verzeichnis d. bisher beobachteten Arten. Mitteilg. d. zoolog. Station z. Neapel Bd. 3, 1882, pag. 500.

2) Fr. Schmitz, Die Chromatophoren der Algen. Sep.-Abdr. pag. 41.

3) Es ist nicht unwahrscheinlich, daß Solier bei seiner Untersuchung zum Teil nicht *D. tenuissima*, sondern *D. neglecta* vorgelegen hat, indem seine Zeichnungen Pl. IX, 12, 24 u. 25 für *D. tenuissima* unverständlich sind, wie ein Vergleich mit meinen Fig. 6—8 ergibt, dagegen wohl die Chloroplasten und Stärkekörner von *Derbesia neglecta* darstellen können. (A. J. Solier, Mémoire sur deux algues zoosporées [*Derbésia*]. Ann. d. Sc. nat. III série Bot. Tome VII, 1847, pag. 157—166 Pl. IX.)

Aus dem Vorstehenden ergibt sich also, daß *Derbesia neglecta*, die in Morphologie und Entwicklungsgeschichte mit den anderen *Derbesia*-arten übereinstimmt und von *Derbesia tenuissima* nur durch genaue Messungen der Fadenbreite sowie der Dimensionen der Sporangien unterschieden werden kann, von denselben durch die Gestalt der Chloroplasten, das vollständige Fehlen der Pyrenoide und eine ganz andere Art der Stärkebildung wesentlich abweicht. Sie nähert sich mit den letzteren Merkmalen anderen Siphoneen, wie den *Codiaceen*, *Caulerpaceen* und *Valoniaceen*, für welche ähnliche Formen der Chloroplasten und dieselbe Art der Stärkebildung beschrieben worden sind.<sup>1)</sup>

## 2. Die geformten Proteinsubstanzen im Schlauchinhalte von *Derbesia Lamourouxii*.

Beim Studium von Regenerationsvorgängen an *Derbesia Lamourouxii* fand Klemm<sup>2)</sup>, daß nach Verwundung, besonders aber nach Durchschneidung eines *Derbesia*-schlauches aus der Wunde Inhaltsbestandteile „explosionsartig“ ausgeschleudert werden. Unter den ausgestoßenen Massen traten Gebilde zweierlei Art hervor: „Die einen sind unregelmäßig faserige Gebilde, sie werden einzeln oder in Gruppen ausgestoßen und haben dann häufig unregelmäßig sternartige Form. Die anderen sind kugelige Gebilde von deutlich radial-faseriger Struktur und außerdem häufig concentrischer Schichtung“. Diese letzteren, von denen Klemm nur angibt, daß sie mit Jod sich gelb färben, sind von Küster<sup>3)</sup> eingehend untersucht und auf Grund ihres optischen und chemischen Verhaltens als Sphärokristalle aus eiweißartiger Substanz bestimmt worden. In bezug auf die Entstehung derselben war Küster wie Klemm der Ansicht, daß diese Sphärite nicht als Inhaltskörper der lebenden Zelle, sondern als Gebilde aufzufassen seien, die erst bei der Verwundung der Zelle,

1) Literaturangaben. A. Ernst, Siphonaceenstudien I, Beih. z. bot. Zentralbl. 1902 Bd. XIII Heft 1 pag. 128, und Siphonaceenstudien II, Beih. z. bot. Zentralbl. 1904 Bd. XVI Heft 2 pag. 201.

2) P. Klemm, Über die Regenerationsvorgänge bei den Siphonaceen. Flora od. allg. Bot. Zeitung. Bd. 78 Jahrg. 1894 pag. 24; siehe auch: E. Bruns, Über die Inhaltskörper der Meeresalgen. Flora Bd. 79, Ergänzungsbd. z. Jahrg. 1894 pag. 170.

3) E. Küster, Über *Derbesia* und *Bryopsis*. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XVII

häufig sogar erst außerhalb der letzteren entstehen. Er nahm an, daß sie durch einen Desorganisationsprozeß aus dem Plasma selbst hervorgehen beim Ausschleudern desselben aus der Wunde, also gleichsam durch eine in sehr kurzer Zeit erfolgende Umlagerung der plasmatischen Substanz und Kristallisation der entstehenden Eiweißkörper zu geschichteten Sphärokristallen gebildet würden. Diesen Angaben gegenüber wurde von Noll<sup>1)</sup> festgestellt, daß sowohl Sphärite als auch die faserigen Gebilde schon vor der Verletzung im Zellsafte von *Derbesia* und *Bryopsis* vorkommen, die wasserhellen, in ihrem Lichtbrechungsvermögen von ihrer Umgebung sich nur wenig unterscheidenden Kugeln zudem noch durch das Plasma mit seinen derben Einschlüssen verdeckt sind und daher der Beobachtung leicht entzogen werden. „Ihre Anwesenheit im Zellsafte der unverletzten Pflanze verrät sich aber sofort, wenn letztere einem wechselnden gelinden Drucke unterworfen wird, wodurch der Zellsaft und die darin schwimmenden Kugeln in hin- und hergehende Bewegung versetzt werden. Sind hierbei die Kugeln dem Auge erst einmal bemerkbar geworden, so entgehen sie dem Blick aber auch in der Ruhe bei richtiger Einstellung nicht mehr so leicht. Unverletzte und gefärbte Schläuche der *Derbesien* lassen ebenfalls unzweifelhaft erkennen, daß die sich unschwer tingierenden Kugeln in wechselnder Zahl im Innern verteilt sind.“ Die faserartigen Gebilde<sup>2)</sup> kommen mit den Sphäriten ebenfalls im Zellsafte vor und bestehen wie diese aus Eiweißsubstanzen. Sie bedingen, wenn sie in größerer Menge vorkommen, die starke Fluorescenz der *Derbesiaschläuche*<sup>3)</sup> und behalten ihre besondern optischen Eigenschaften auch während einiger Zeit außerhalb der lebenden Pflanze bei. Im durchgehenden Lichte erscheinen sie gelblich oder schwach ziegelrot, im auffallenden Lichte dagegen fluorescieren sie schön blaugrün.

Proteinsphärite und Fasergebilde habe ich nicht nur bei *Derbesia Lamourouxii*, sondern auch bei *D. neglecta* und *tenuissima* häufig beobachten können. Bei *Derbesia tenuissima* sind sie in älteren, gut beleuchteten Kulturen am zahl-

1) F. Noll, Die geformten Proteine im Zellsafte von *Derbesia*. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XVII, 1899, pag. 304.

2) F. Noll, Experimentelle Untersuchungen über das Wachstum der Zellmembran. Abhandl. der Senkenberg. naturf. Ges. Bd. XV, 1887, pag. 147/148.

3) M. Golenkin, Algologische Notizen. 4. Die fluorescierenden Körper von *Derbesia Lamourouxii*. Bulletin d. l. Société Imp. d. Naturalistes de Moscou T. VIII, 1895, pag. 269.

reichsten und die angehäuften Fasergebilde bedingen ebenfalls eine starke Fluoreszenz. Unter weniger günstigen Kulturbedingungen nehmen Sphärite und Fasergebilde rasch an Zahl ab und verschwinden schließelich vollständig. Sie sind also jedenfalls, wie Noll angibt, als im Überschufs produzierte und als Reservestoffe auskristallisierte Eiweißsubstanzen zu bezeichnen, die unter ungünstigeren Verhältnissen wieder aufgelöst und in den Stoffwechsel einbezogen werden können.

Bei *Derbesia Lamourouxii* können diese Reserveprotein-substanzen noch in einer weiteren Form als Proteinkristalloide zur Speicherung gelangen.

Das Vorkommen von Proteinkristalloiden, die in den Zellen der höheren Pflanzen sowohl in den verschiedenen Teilen des Protoplasmas, im Zellkern, in den Chromatophoren, im Cytoplasma, als auch im Zellsaft so häufig enthalten sind, ist auch schon längst für niedere Pflanzen, Algen und Pilze bestätigt worden. Bei Rotalgen wurden sie zuerst von Cramer<sup>1)</sup> bei marinen Grünalgen von Klein<sup>2)</sup> nachgewiesen. In seiner zusammenfassenden Arbeit bespricht Klein die Proteinkristalloide von 12 Gattungen mariner Algen (7 Gattungen von Rotalgen mit 15 Arten und 5 Gattungen von Grünalgen mit je 1 Art). Von den untersuchten marinen Grünalgen zeigten Proteinkristalloide *Acetabularia mediterranea* Lamour., *Codium Bursa* Ag., *Dasycladus clavaeformis* Ag., *Cladophora prolifera* (Roth.) Ag. und (*Bryopsis Balbissiana* Lamour.) *Derbesia Lamourouxii* (J. Ag.) Solier. Von *Derbesia* standen Klein nur zwei getrocknete Exemplare zur Verfügung, von denen das eine in reichem Mafse Kristalloide aufwies, während sie dem anderen vollständig fehlten. Seithor ist das Vorkommen von Proteinkristalloiden bei *Derbesia Lamourouxii* von Berthold<sup>3)</sup> und Wakker<sup>4)</sup> auf Grund von Untersuchungen am lebenden Material bestätigt worden.

1) C. Cramer, Das Rhodospermin, ein kristallinischer, quellbarer Körper im Zellinhalt verschiedener Florideen, Vierteljahresschrift d. naturf. Ges. i. Zürich VII. Jahrg., 1862, pag. 350—365.

2) J. Klein, Algologische Mitteilungen. 1. Über die bei Meeresalgen beobachteten Kristalloide. Flora 60. Jahrg., 1877, pag. 290/291. — Neuere Daten über die Kristalloide der Meeresalgen. Flora 1880, 63. Jahrg., pag. 65—71. — Die Kristalloide der Meeresalgen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. XIII, pag. 23—59.

3) G. Berthold, Studien über Protoplasma-mechanik. Leipzig 1886 pag. 57.

4) J. H. Wakker, Studien über die Inhaltskörper der Pflanzenzelle.

Auf Grund eingehender Untersuchung kann ich dieselben folgendermaßen charakterisieren. Wie die Eiweissphärite und die faserigen Gebilde sind auch diese Eiweisskristalloide von *Derbesia Lamourouxii* im Zellsafte der Schläuche enthalten und an lebenden Pflanzen der dichten Chlorophyllschicht wegen gewöhnlich nicht wahrnehmbar; aus verwundeten oder durchschnittenen Schläuchen werden sie in grösserer Zahl mit dem Zellsaft und Plasmateilen ausgeschleudert.

Sie sind unlöslich in Meerwasser, destilliertem Wasser, Alkohol und Glyzerin. In verdünnten Mineralsäuren und in Essigsäure quellen sie rasch und stark auf, wobei die äusseren Schichten sich häufig als weniger quellungsfähig erweisen und infolge der stärkeren Quellung der inneren Schichten zerrissen und gespalten werden. In Kalilauge und in konzentrierten Säuren werden sie rasch vollständig gelöst. In Jodlösungen färben sie sich gelb bis gelbbraun; sie zeichnen sich ferner durch leichte Färbbarkeit mit Eosin, Säurefuchsin, Safranin, Methylenblau, Methylviolett etc. aus. Werden kristalloidhaltige Schläuche in einer wässerigen Tanninlösung gebeizt und nach sorgfältigem Auswaschen in destilliertem Wasser in 1proz. Osmiumsäure übertragen, so erfolgt eine Braunfärbung der Kristalloide; Beizung mit 25proz. Tanninlösung und Behandlung der ausgewaschenen Präparate mit Eisensulfatlösung bewirkt eine tiefblaue bis schwarze Färbung derselben. Auch mit dem Millon'schen Reagens, durch Xanthoprotein- und Biuretreaktion ist die Zugehörigkeit der Kristalloide zu den Proteinsubstanzen leicht nachzuweisen.

Nach ihrer Gestalt scheinen die Proteinkristalloide dem regulären Kristallsysteme anzugehören. Im polarisierten Lichte bleiben sie bei gekreuzten Nicols bei einer vollen Umdrehung immer dunkel. Sie erscheinen also optisch isotrop; da ihr Lichtbrechungsvermögen aber nur gering ist, ermöglicht ihr optisches Verhalten allein nicht, sichere Schlüsse zu ziehen. Sie kommen ausnahmslos in derselben Gestalt als Octaeder mit regelmässigen Flächen und scharfen Kanten vor und erscheinen demgemäss im optischen Schnitte zum Teil als Quadrate, zum Teil als Rhomben (Fig. 9—12 Taf. XXII). Ebenso regelmässige Octaeder wie bei *D. Lamourouxii* finden sich bei *Codium Bursa*, *adhaerens* und *elongatum*, während bei *Acetabularia mediterranea* und *Dasycladus clavaciformis* ausschließlich würfelförmige Kristalloide vorkommen. Es gehören also die Eiweisskristalloide aller dieser marinen Schlauchalgen mit ihren einfachen Holoederformen des regulären Systems dem vierten (Ricinus)



weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, für dieses Vermögen von *Derbesia Lamourouxii* Eiweißsubstanzen in drei kristallinen Formen auszuschcheiden, vielleicht auf experimentellem Wege die richtige Erklärung zu finden. Da sich diese Schlauchalge nur schwierig kultivieren läßt, dürfte die Lösung dieser Aufgabe nur während eines längeren Aufenthaltes an einer Meeresstation möglich sein. Es würde sich bei diesen Versuchen offenbar zunächst darum handeln, festzustellen, ob Kristalloide führende Pflanzen immer nur Kristalloide und Pflanzen mit Sphäriten und Fasergebilden nur solche zu bilden imstande sind, mit anderen Worten, ob etwa in bezug auf Eiweißbildung zwei physiologisch sich verschieden verhaltende Varietäten zu unterscheiden wären. Da wir gesehen haben, wie sehr *Derbesia neglecta* in bezug auf Chloroplasten und Stärkebildung von den beiden anderen Arten abweicht, wäre das Vorkommen physiologisch unterscheidbarer Varietäten an sich ja wohl denkbar. Für den Fall aber, daß alle Individuen sowohl zur Kristalloid- wie auch zur Sphärit- und Faserkörperbildung befähigt sich ausweisen sollten, also je nach den Außenbedingungen bald Kristalloide, bald Sphärite und Fasergebilde oder vielleicht auch alle drei Formen gleichzeitig erzeugen, wäre noch die Frage zu entscheiden, ob die verschiedenen Kristallisationsformen auf stoffliche Verschiedenheiten hinweisen oder ob dieselben, etwa vergleichbar der Kristallisation des Calciumoxalates,<sup>1)</sup> nach dem tetragonalen oder monoklinen System und in Sphäritform, nur Erscheinungsformen einer und derselben Proteinsubstanz unter verschiedenen Kristallisationsbedingungen sind.

### 3. Die Calciumoxalatkristalle von *Derbesia tenuissima* (De Not.) Crouan.

Während in den Zellen der Phanerogamen Calciumoxalat sehr häufig und in mannigfaltiger Gestalt (Einzelkristalle des tetragonalen und monoklinen Systems, Kristallsand, Kristalldrüsen, Sphärite und Raphiden) zur Ausscheidung gelangt, scheint es den Moosen und Gefäßkryptogamen<sup>2)</sup> vollständig zu fehlen und ist auch bei den Thallophyten nur wenig verbreitet. Im Pilzreich ist nach Kohl die Auf- und Zwischenlagerung von oxalsaurem Kalk eine all-

1) L. Kny, Über Kristallbildung beim Kalkoxalat. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. V, 1887, pag. 387—395.

2) F. G. Kohl, Anatomisch-physiologische Untersuchung der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze. Marburg 1889, pag. 22 ff.



gemein verbreitete Erscheinung, während er als Bestandteil des Zellinhaltes nur in wenigen Fällen nachgewiesen worden ist.

Bei den Algen fand Klein<sup>1)</sup> tetragonale Pyramiden und kleine Sphärite in zwei Spiridien; oxalathaltig sind nach den Untersuchungen von Klein<sup>2)</sup>, Woronin<sup>3)</sup>, Benecke<sup>4)</sup> auch einzelne Vaucheriaarten; Vaucheria De Baryana z. B. zeigt nach Woronin außer Sphäriten, tetragonale Pyramiden und einfache und kreuzartig verwachsene Prismen. In Spirogyraarten<sup>5)</sup> wurden nadelförmige Prismen und kreuzartig verwachsene Prismen und bei der marinen Halimeda Tuna von Kohl wiederum langgestreckte Prismen und tetragonale Pyramiden gefunden.

In den Schläuchen von *Derbesia tenuissima* sind Calciumoxalatkristalle nicht gerade häufig, zeichnen sich dagegen stets durch relative Größe und schöne Ausbildung aus. An lebenden Pflanzen sind sie wie die Sphärite und Eiweißkristalloide von *Derbesia Lamourouxii* der dichten Chlorophyllschicht wegen gewöhnlich nicht wahrnehmbar; erst nach längerem Suchen gelingt es etwa, in weniger chlorophyllreichen Partien zufällig vorhandene große Kristalle aufzufinden (Fig. 15 Taf. XXII). Sie können dagegen sowohl in lebendem wie in fixiertem und konserviertem Material durch Anwendung einfacher Untersuchungsmethoden leicht gefunden werden. Lässt man zu angeschnittenen Schläuchen eines Objektträgerpräparates destilliertes Wasser hinzutreten, so bewirkt die starke endosmotische Wasseraufnahme neben der pag. 517 beschriebenen Quellung der Chloroplasten auch ähnliche Quellungserscheinungen im Protoplasma, wie sie von Berthold<sup>6)</sup> für *Bryopsis* beschrieben worden sind. Nach kurzer Zeit beginnen die gequollenen, mit dem Zellsafte vermischten Inhaltmassen in allen angeschnittenen Schläuchen sich in Bewegung zu setzen und strömen langsam durch die Schnittflächen in das umgebende Wasser aus. Die Calciumoxalatkristalle werden bei diesen Inhaltswanderungen mitgerissen und sind infolge ihrer starken Licht-

1) F. G. Kohl, l. c. pag. 65.

2) J. Klein, Algologische Mitteilungen. 4. Über oxalsauren Kalk bei Algen. Flora 1877 pag. 315—319.

3) M. Woronin, Vaucheria De Baryana. Bot. Zeitg. Jahrg. 38, 1880, pag. 427.

4) W. Benecke, Über Oxalsäurebildung in grünen Pflanzen Bot. Zeitg. Jahrg. 61, 1903, pag. 86.

5) F. G. Kohl, l. c. pag. 64. — W. Benecke, l. c. pag. 89.

6) G. Berthold, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeres-





Sanio<sup>1)</sup> und Zimmermann<sup>2)</sup> bleiben Kalkoxalatkristalle bei Behandlung mit Kalilauge zunächst unverändert. Nach einiger Zeit, meistens erst nach einigen Stunden sollen sie plötzlich gelöst, in der umgebenden Flüssigkeit dagegen gleichzeitig neue Kristalle in Gestalt sechseckiger Tafeln, vermutlich aus einem Kalium-Calcium-Doppelsalz, gebildet werden.

Die Lösung der Kalkoxalatkristalle von *Derbesia tenuissima* geht nicht nur in konzentrierter, sondern auch in verdünnter z. B. noch in 5proz. Lauge vor sich. Zu Beginn der Einwirkung z. B. einer 10proz. Lauge wird an dem in Lösung begriffenen Kristall (Fig. 18 und 18a Taf. XXII) ein rötlich schimmernder Saum — offenbar die quellende Plasmahülle — sichtbar. Die Lösung geht zunächst an der ganzen Oberfläche ziemlich gleichmäßig vor sich, wobei Kanten und Flächen allerdings bald undeutlich werden, der abschmelzende Kristall sich abrundet. In der Richtung der Längsachse erfolgt später die Lösung stets etwas weniger rasch, so daß noch während längerer Zeit fast die ursprüngliche Länge beibehalten wird. Nach einiger Zeit, häufig schon nach 10 Minuten bilden sich in der abgerundeten Oberfläche infolge ungleicher Abschmelzung Furchen, die immer tiefer in den Kristall einschneiden und denselben in Stücke zerlegen, die während der weiterschreitenden Lösung (Fig. 18c—g Taf. XXII) häufig die Form sechseckiger Tafeln erhalten (Fig. 18f Taf. XXII). Diese bleiben bis zum Verschwinden im Zusammenhang oder werden getrennt und dann einzeln vollständig gelöst. Die Lösung des in Fig. 18 Taf. XXII dargestellten Kristalls erfolgte in der 10proz. Lauge in einer Stunde. Fig. 18a und b Taf. XXII zeigen das Aussehen desselben nach 5 und 10 Minuten, Fig. 18c—g Taf. XXII nach je weiteren 10 Minuten. In konzentrierteren Laugen geht die Lösung entsprechend rascher vor sich; in einer 20proz. Lauge wurde z. B. ein prismatischer Kristall mit 12 $\mu$  Quadratseite und 18 $\mu$  Höhe in 10 Minuten vollständig gelöst.

Bei *Derbesia Lamourouxii* und *neglecta* habe ich bis jetzt keine Kalkoxalatkristalle nachweisen können.

Vor kurzem ist gezeigt worden<sup>3)</sup>, daß es möglich ist, einzelne

1) C. Sanio, Über die in der Rinde dicot. Holzgewächse vorkommenden kristallinen Niederschläge und deren anatomische Verbreitung. Monatsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1857, pag. 252.

2) A. Zimmermann, Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. Breslau 1887, pag. 99. — Botanische Mikrotechnik. Tübingen 1892, pag. 58.

3) W. Benecke l. c. & M. Amar, Sur le rôle de l'oxalate de calcium dans la nutrition des végétaux. Compt. rend. d. s. de l'Acad. d. sc. de Paris, 6 avril 1903, pag. 901—903; 28 déc. 1903, pag. 1301—1303.

- — Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.
- Blackmann, F. F., & Tansley, A. G., A revision of the classification of the green Algae. London 1903.
- Bohlin, K., Zur Morphologie und Biologie einzelliger Algen. Öfvers. K. Sv. Vet.-Akad. Förh. 1897, Nr. 9.
- — Utkast till de gröna Algernas och Arkegoniaternas fylogeni. Upsala 1901.
- Bruna, E., Über die Inhaltskörper der Meeresalgen. Flora, 79. Bd., Erg.-Bd. z. Jahrg. 1894, pag. 159—178.
- Cramer, C., Das Rhodospermin, ein kristalloidischer, quellbarer Körper im Zellinhalte der Florideen. Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. i. Zürich VII. Jahrg., 1862, pag. 350—365.
- Derbès et Solier, Mémoire sur quelques points de la physiologie des Algues. Suppl. Compt. rend. T. I, Paris 1858.
- Fischer, A., Über das Vorkommen von Gipskristallen bei den Desmidiën. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XIV, 1884, pag. 133—184.
- Golenkin, M., Algologische Notizen. 4. Die fluoreszierenden Körper von *Derbesia Lamourouxii*. Bulletin d. l. Société imp. d. Naturalistes de Moscou T. VIII, 1895, pag. 268—270.
- Hansen, A., Über Stoffbildung bei den Meeresalgen. Mitteilungen a. d. zoolog.

- Hauck, F., Die Meeresalgen Deutschlands und Österreichs. Rabenhorsts Kryptogamenflora Bd. 2, 1885.
- Klebs, G., Flagellatenstudien. Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. 55, 1893.
- — Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.
- Klein, J., Algologische Mitteilungen. 1. Über die neuerdings bei Meeresalgen beobachteten Kristalloide. Flora, 60. Jahrg., 1877, pag. 290/291. 4. Über oxalsuren Kalk bei Algen. Flora 1877, pag. 815—819.
- — Über die Kristalloide der Meeresalgen. Flora, 63. Jahrg., 1880, pag. 65—71.
- — Die Kristalloide der Meeresalgen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XIII, 1882, pag. 28—59.
- Klehm, P., Über die Regenerationsvorgänge bei den Siphonaceen. Flora, 78. Bd. Jahrg. 1894, pag. 19—41.
- Kny, L., Über Kristallbildung beim Kalkoxalat. Ber. d. d. bot. Gesellschaft, 5. Jahrg., 1887, pag. 387—395.
- Kohl, F. G., Anatomisch-physiologische Untersuchung der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze. Marburg 1889.
- Küster, E., Über *Derbesia* u. *Bryopsis*. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XVII 1899, pag. 77—84.
- Lagerheim, G., Studien über die Gattungen *Conferva* und *Microspora*. Flora, 72. Jahrg., 1889, pag. 179—210.
- — Über das Phycoporphyrin, einen Conjugatenfarbstoff. Videnskabs-Selskabets Skrifter I. Math.-naturv. Kl., 1895, Nr. 5.
- Luther, A., Über *Chlorosaccus*, eine neue Gattung der Süßwasseralgen nebst einigen Bemerkungen zur Systematik verwandter Algen. Bihang till Sv. Vet.-Akad. Handlingar Bd. 24, Afd. III, Nr. 13, 1899, pag. 1—22.
- Noll, F., Experimentelle Untersuchungen über das Wachstum der Zellmembran. Abhandlungen d. Senkenbergischen naturf. Ges. Bd. XV, 1887. 1. Heft. pag. 101—159.
- — Die geformten Proteine im Zellsafte von *Derbesia*. Ber. d. d. bot. Gesellschaft Bd. XVII, 1899, pag. 302—306.
- Sanio, C., Über die in der Rinde dicot. Holzgewächse vorkommenden kristallinen Niederschläge und deren anatomische Verbreitung. Monatsber. d. Akad. d. Wiss. z. Berlin, 1857.
- Schimper, A. F. W., Über die Kristallisation der eiweißartigen Substanzen. Zeitschr. f. Kristallographie und Mineralogie V. Bd., 1881, pag. 131—168.
- — Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XVI, 1885, pag. 1—246.
- — Über Kalkoxalatbildung in den Laubblättern. Bot. Ztg. 46. Jahrg., 1888, pag. 65.
- Schmitz, F., Die Chromatophoren der Algen. Verh. d. naturh. Vereins d. pr. Rheinlande 40. Jahrg., 1883, 180 S.
- — Beiträge zur Kenntnis der Chromatophoren. Jahrb. f. wiss. Bot. XV. Bd. 1884, pag. 1—177.
- Solier, J. J. A., Mémoire sur deux algues zoosporées (*Derbésia*). Ann. d. Sc. nat. III série Bot. T. VII, 1847, pag. 157—166 Pl. IX.
- Wakker, J. H., Studien über die Inhaltskörper der Pflanzenzelle. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XIX, 1888, pag. 428—496.
- Woronin, M., *Vaucheria* de Baryana. Bot. Ztg. Jahrg. 38, 1880, pag. 425—432.
- Zimmermann, A., Morphologie und Physiologie d. Pflanzenzelle. Breslau 1887.
- — Die botanische Mikrotechnik. Tübingen 1892.







nahm man zur Erklärung des Phänomens seither an, daß die Passatwinde zur Zeit der Sichtbarwerdung des Phänomens bei dem Bestreichen der brasilianischen Küste über die ausgedehnten Kontinentalwäldungen hinweg sich mit Pollen beladen (hauptsächlich die Abietineen). Wenn die Pollen entführende Luftströmung über den Ozean hin sich bewegt, so fallen die mitgeführten Pollenmassen auf die Wasseroberfläche herab. Wie bei dem terrestrischen „Pollenregen“ würde dann die Wasseroberfläche ihre fremdartige Färbung erhalten durch die auf dem Wasser schwimmenden Pollenkörnchen. Durch diese gegenwärtige Untersuchung der färbenden Materie des Meerwassers wird jedoch eine andere Ursache bewiesen und das Phänomen im Atlantik mit dem schon im Jahre 1830 von Ehrenberg beobachteten Phänomen der Meeresfärbung im Golf Sinai des roten Meeres identifiziert.



Fig. 1.

Fig. 2

Fig. 3.

- Fig. 1 Ein ganzes vollständiges Thallom (Trichomkolonie) des Trichodesm. Hildebrandtii Forma Atlantica. Vergr. 20/1.  
 Fig. 2. Teil eines Trichoms (stärker vergr.) der Chromatophor? im Centrum der Zelle, bei einzelnen Zellen geteilt *aa*. Vergr. 500/1.  
 Fig. 3. Spitze eines Trichoms mit der kleinen asymmetrischen Endzelle. Vergr. 500/1.

Herr Dr. Friedrich Reinsch, Schiffsarzt des Bremer Lloyd, welcher auf meine Veranlassung hin auf seinen Seereisen verschiedene Beobachtungen und Materialien gelegentlich sammelte, beobachtete

nach Südamerika zurückgekehrt, übersandte derselbe mir unter anderem auch eine Beobachtung des Phänomens mit einer Probe des gesammelten Meereswassers.

Der Gegenstand war bezeichnet:

„Nr. V ist Seewasser, welches den rätselhaften ‚Passatstaub‘ enthält. Derselbe bildet im Meere lange, wiesenförmige Streifen von schwefelgelber Farbe, die man schon in der Ferne vom übrigen Wasser unterscheiden kann. Durch die Schiffswellen werden diese ‚Wiesen‘ jedoch so zerrissen, daß ich nur wenig Staub auffangen konnte. Es sind die weiß glänzenden Fädchen, die sich zu Boden setzen. Ich fand diesen Staub auf Aus- und Rückreise von der süd-amerikanischen (brasilianischen) Küste, nicht an der westafrikanischen, wo er sonst und zwar von roter Farbe beobachtet worden sein soll.“

Das Fläschchen (100 g) enthielt ganz farbloses helles Meerwasser mit einem äußerst schwachen farblosen Sediment. Es war geschöpft bei 19.34° Lat. Südl. 38.58 Long. West. unmittelbar aus Wasser, welches das Phänomen zeigte und war zur Konservierung etwa vorhandener mikroskopischer Organismen mit etwas Salicylsäure versetzt worden. Das farblose Sediment in dem Fläschchen erwies sich bei 300facher Vergrößerung aus ausgeschiedenen Salicylkriställchen und Bündelchen einer den Oscillariaceae angehörigen Fadenalge zusammengesetzt. Die Algenbündelchen (Fig. 1) erweisen sich nicht als Fragmente größerer zusammenhängender Algenanhäufungen. In Größe, Zusammensetzung und Struktur der einzelnen Elemente erweisen sich die sämtlichen zu Gesicht gekommenen Bündelchen als übereinstimmend.

Im ganzen waren in dem Sediment etwa 20 komplette Bündelchen vorhanden, mit zahlreichen isolierten Trichomen und Fragmenten von solchen untermischt.<sup>1)</sup> Die Länge der Trichome beträgt 1,8 bis 2,5 mm. Die Breite 16  $\mu$  bis 21  $\mu$ . Die Trichome gegen die Spitze zu unmerklich und plötzlich wenig zugespitzt. Die Endzelle fast halbrund stumpf, deren Durchmesser und Höhe die Hälfte der Dimensionen der unten folgenden Zellen. Die Zellen an den Verbindungen nicht eingeschnürt. Die Länge der Zellen 2—3 mal kürzer als der Durchmesser. Der Zellinhalt kaum granulös. Im Centrum findet sich ein einzelner granulöser, schwach tingierter Körper von einem Drittel des Zellvolums (Fig. 2 u. 3). In einzelnen undeutlich geteilten Zellen

1) Diese gestatteten die Herstellung einiger guter Dauerpräparate. Über den Gegenstand wurde schon in der Naturhist. Gesellsch. zu Nürnberg in der Oktobersitzung letzten Jahres berichtet und die Präparate vorgezeigt.

erscheint dieser Körper in zwei Hälften geteilt (Fig. 3 aa). Ob dieser Körper der lebenden Zelle zuteil ist, kann nicht entschieden werden; möglicherweise ist derselbe das Produkt der Einwirkung der Salicylsäure auf den Zellinhalt.

Die Pflanze reiht sich im System in das von Ehrenberg aufgestellte Genus *Trichodesmium* <sup>1)</sup>. Die drei bis jetzt von den Autoren unterschiedenen Spezies (*Tr. Erythraeum* Ehrenb., *Hildebrandtii* Gomont, *Thiebautii* Gomond <sup>2)</sup>) finden sich auf der Oberfläche verschiedener Ozeane schwimmend und verursachen in unendlicher Menge gehäuft das unter dem Namen der „Seebüte“ bekannte Phänomen, eine in verschiedenen Farben (purpurrot, bräunlichgelb und gelblichgrün) auftretende, weithin gedehnte Färbung der ruhigen oder nur schwach bewegten Wasseroberfläche. Der Färbung gemäß und der Beschaffenheit der Trichome schließt sich die Pflanze an *Tr. Hildebrandtii* Gom. an. Bei der von Gomont gegebenen Abbildung (Taf. 6 Fig. 1) ist die Spitzenzelle flacher und um die Hälfte niedriger als bei dieser atlantischen Form. Ich ziehe deshalb diese Form als *Forma Atlantica*, *cellula terminali rotundato truncata, longitudinis dimidio breviori* zu *Tr. Hildebrandtii* Gom. Hab. südlicher atlantischer Ozean, brasilianische Küste.

---

1) *Annalen der Phys. und Chemie* XVIII, pag. 506, 1830.

2) Maurice Gomont, *Monographie des Oscillariées, Nostocacrées Homocystées*. *Annales des Sciences Natur. Botanique*. Tom. XV, XVI. Hierin findet sich auch die gesamte Literatur über *Trichodesmium* angeführt.

## Literatur.

**Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation.** Von **Dr. G. Berthold.** Zweiter Teil, erste Hälfte. Leipzig, W. Engelmanns Verlag. 1904.

Bereits in dem ersten Teil des oben angekündigten Werkes<sup>1)</sup> hatte Berthold den prinzipiellen Standpunkt umgrenzt, von dem aus er die Probleme der pflanzlichen Organisation in Angriff genommen hat. Er beginnt auch den vorliegenden zweiten Teil mit einer allgemeinen Einleitung, deren Inhalt als eine aus der Detailarbeit erwachsene Fortentwicklung der allgemeinen Ideen des Autors angesehen werden kann. Zugleich gibt diese Einleitung ihm Gelegenheit sich mit den ihm gemachten Einwürfen abzufinden und seinen Standpunkt gegenüber demjenigen anderer Forscher, die das Gebiet der pflanzlichen Organisation bearbeiten, zu präzisieren. Ich glaube der Aufgabe, die Leser dieser Zeitschrift auf die Eigenart des Werkes hinzuweisen, am besten dadurch gerecht werden zu können, daß ich kurz die allgemeinen Sätze skizziere, von denen Berthold bei seiner Fragestellung ausgegangen ist. Eine eingehende Würdigung der im speziellen Teil des Werkes enthaltenen Verarbeitung der speziellen Beobachtungstatsachen, die, soweit sie nicht der Literatur entnommen oder durch die Dissertationen der Schüler Bertholds bekannt geworden, zum Teil bereits im ersten Bande des Werkes in Form von Untersuchungsprotokollen mitgeteilt worden waren, würde über den Rahmen eines Referates ohnehin sehr wesentlich hinausgehen müssen.

Während die physiologische Pflanzenanatomie der Schwendener'schen Schule, wie sie speziell in Haberlandts Werk ihren Ausdruck gefunden hat, in erster Linie die Beziehungen zwischen der Funktion und dem morphologischen Aufbau der Pflanzenorgane klarzulegen sucht, während die experimentelle Morphologie aus der Beeinflussung des Werdeganges der Organisation durch die inneren und äußeren Faktoren zu allgemeinen Schlüssen zu gelangen sucht, sieht Berthold es als seine Aufgabe an, den Organisationsprozeß im Pflanzenkörper in seinen einzelnen Entwicklungsschritten zu analysieren und daraus sichere Vorstellungen über den den Organisationsvorgängen zugrunde liegenden Mechanismus zu gewinnen und zur Erkenntnis der bewirkenden Ursachen zu gelangen. Die Faktoren, welche den Entwicklungsgang und das erreichte Endresultat beherrschen, sind einmal die in der erbten Konstitution des plasmatischen Substrates gegebenen Entwicklungsmöglichkeiten, ferner die Korrelation zwischen den Differenzierungen verschiedener Ordnung und endlich der Einfluß der äußeren Bedingungen. Um aber der Deutung der Entwicklungsvorgänge eine mechanische Grundlage geben zu können, sieht sich der Verf. genötigt, zunächst die rein tatsächlichen morphologischen Verhältnisse im Organismus im fertigen Zustande wie in dem Entwicklungsgange zu konstatieren, zu ermitteln, „welche Differenzierungen in Wirklichkeit vorhanden sind, wie weit diese Differenzierungen definitiv sind oder ob und wie sie ineinander übergehen können, wann sie auftreten und in welcher Reihenfolge und wieweit ihnen auch in quantitativer Hinsicht ein ganz bestimmter

---

1) Vergl. Flora 1899 pag. 233.



tium bald kugelig, bald eiförmig oder bald lang-linealisch ist. Andererseits gibt es zwischen *Cardamine* und *Dentaria* keine durchgreifenden haltbare Unterschiede, so daß der Verf. die frühere Gattung *Dentaria* kassieren und nur als Sektion der Gattung *Cardamine* aufstellen will. Wichtig scheint z. B. für *Dentaria* das Vorhandensein von Schuppen- oder Niederblättern und der in der Regel einfache Stengel. Aber innerhalb des Genus *Cardamine* (inkl. *Dentaria*) läßt sich am Rhizom ein ununterbrochener Übergang von fast ganz unterdrückten bis zu den spezifischen Schuppen der „Zahnwurz“ nachweisen. Die in den bayerischen Voralpen ziemlich verbreitete *Cardamine trifolia* mit immergrünen Blättern ist z. B. mit einigen rudimentären Wurzelblättern versehen und steht auch sonst der früheren Gattung *Dentaria* sehr nahe, worauf bereits schon Čelakofsky aufmerksam machte. Die Gattung *Cardamine* ist über den ganzen Erdball verbreitet und bewohnt fast ausschließlich gemäßigte und kalte Gegenden; in wärmeren Gegenden suchen die Arten höhere Regionen auf. Sie sind auf feuchte Standorte angewiesen und lieben eine mit Wasserdampf gesättigte Atmosphäre. In den Tropen finden wir sie deshalb nur auf den höchsten Berggipfeln, wo sie Gelegenheit haben, oft von Nebeln benetzt zu werden. Schulz unterscheidet im ganzen 116 Arten, worunter sich eine größere Zahl von neu aufgestellten Spezies und Varietäten befindet.

**Keller, Robert, Vegetationsskizzen aus den Grajischen Alpen.** Wissenschaftliche Beilage zum Programm des Gymnasiums und der Industrieschule Winterthur. 1904.

In dieser 142 Seiten starken, sehr anregenden Arbeit gibt uns der Verf. nach den neueren Problemen der Ökologie und Biologie interessante Bilder über die Vegetation der Grajischen Alpen, speziell aus der Umgebung von Bardonecchia an der östlichen Eingangspforte des Mont Cenis-Tunnels. Das Ziel dieser floristischen Studie ist — was in neuerer Zeit immer mehr in den Vordergrund tritt — weniger darauf gerichtet, einen möglichst vollständigen Pflanzenkatalog mit einer Unmenge Angaben von Standorten, Varietäten und Formen zu liefern, sondern die Arbeit will vielmehr die die Physiognomie der Landschaft bestimmenden Pflanzenvereine beschreiben, wobei auch die biologischen Eigenschaften eingehend berücksichtigt werden. Allerdings liegt es auf der Hand, daß den ökologischen Untersuchungen über eine Lokalfloora die floristischen stets vorangehen müssen. Von neu aufgestellten Formen erwähne ich eine var. *laxa* von *Gypsophila repens* sowie eine var. *Jaffevauense* von *Bupleurum caricifolium*. Im zweiten allgemeinen Teile werden nacheinander eingehend die Hydrophyten-, Xerophyten- und Mesophytenvereine mit ihren verschiedenen Facies sowie die Ruderalpflanzen und Ackerunkräuter besprochen. — Die Arbeit zeigt recht hübsch, wie floristische Studien erweitert und interessant gemacht werden können. Hegi.

**Prantls Lehrbuch der Botanik**, herausgegeben und neu bearbeitet von F. Pax. Zwölfte verbesserte und vermehrte Auflage. Mit 439 Figuren im Text. Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann. Preis gebunden 6 Mk.

Auf Veranlassung von Sachs hat Prantl seinerzeit eine Art Auszug aus dem Sachs'schen Lehrbuch bearbeitet. Dieses kleine Lehrbuch hat zahlreiche Auflagen erlebt, die zahlreichsten wohl, die bis jetzt einem botanischen Lehrbuch beschieden waren. Vergleicht man die 12. Auflage mit den früheren, so zeigt

sich für die Pflanzenwelt fremder Länder, speziell natürlich für den, der sich mit biologischen und pflanzengeographischen Studien beschäftigt, geboten. Der Wert der Bilder wird erhöht durch den begleitenden Text, in welchem zahlreiche interessante Beobachtungen kurz mitgeteilt werden.

**Physiologische Pflanzenanatomie.** Von G. Haberlandt. Dritte, neu bearbeitete und vermehrte Auflage. Mit 264 Abbildungen im Text. Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann.

Von allen botanischen Handbüchern hat Haberlandts Physiologische Pflanzenanatomie wohl den größten äußeren Erfolg gehabt, denn es hat im Verlauf von 20 Jahren drei Auflagen erlebt, was sonst nur Lehrbüchern beschieden ist, die naturgemäß einen größeren Leser- und Abnehmerkreis erwarten können als Handbücher. Das Haberlandt'sche Buch verdankt diesen Erfolg in erster Linie wohl der klaren und anregenden Darstellung und der Tatsache, daß die frühere Behandlung der Anatomie eine rein morphologische war im Gegensatz gegen die durch die Schwendener'sche Schule angebahnte biologische oder ökologische Richtung.

Die neue Auflage hat zahlreiche Änderungen und Zusätze erfahren, namentlich traten auch an Stelle des Abschnittes „Apparate und Gewebe für besondere

Einrichtungen für Reizleitung). Der Umfang des Buches und die Zahl der Abbildungen sind dadurch vermehrt worden; der Verf. hat dabei fast ausschließlich eigene Originalzeichnungen wiedergegeben. In den Anmerkungen zu den einzelnen Abschnitten nimmt er vielfach Stellung zu strittigen Fragen.

### **Kritische Nachträge zur Flora der nordwestdeutschen Tiefebene.**

Bearbeitet von **F. Buchenau**. Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann. Preis 1,20 Mk.

Der Verf. der bekannten vortrefflichen Flora der nordwestdeutschen Tiefebene verwertet in den Nachträgen ein ziemlich umfangreiches ihm seit der Veröffentlichung seines Werkes zugegangenes Material, welches zahlreiche Nachträge und Verbesserungen bringt.

### **Praktikum für morphologische und systematische Botanik. Hilfsbuch**

bei praktischen Übungen und Anleitung zu selbständigen Studien in der Morphologie und Systematik der Pflanzenwelt. Von **Prof. Dr. K. Schumann**. Mit 154 Figuren im Text. Verlag von Gust. Fischer in Jena. 1901. Preis 13 Mk., geb. 14 Mk.

Der Verf. dieses Buches, der eine rastlose wissenschaftliche Tätigkeit auf dem Gebiete der Systematik und Morphologie entfaltet hatte, hat die Veröffentlichung seines Werkes leider nicht mehr erlebt; er ist im März dieses Jahres allzufrüh seinem Wirkungskreise durch den Tod entrissen worden. Prof. Gürke hat die Fertigstellung des Druckes überwacht und einzelnes ergänzt.

Der Stoff ist in 80 „Lektionen“ gegliedert, in denen eine Anzahl von Pflanzen ausführlich besprochen werden, und zwar ist mit besonderer Berücksichtigung der Bedürfnisse des Systematikers namentlich auch die lateinische Terminologie ausführlich angeführt. Vielfach gibt der Verf. dabei auch eigene Untersuchungsergebnisse und Anschauungen wieder, denen der Ref. freilich nicht immer beipflichten kann. So wird z. B. für *Chelidonium* der Besitz von Kommissuralnarben in Abrede gestellt. Richtig ist, daß die mittlere Partie jedes der beiden Fruchtblätter lappenförmig vorspringt. Aber diese Vorsprünge bilden nicht allein die Narben, an der Narbenbildung sind vielmehr die über den Placenten liegenden tieferen Teile hervorragend beteiligt, und nichts hindert uns, die hufeisenförmigen, in der Mitte zusammenstoßenden Kommissuralnarben von *Chelidonium* mit den Narbenstrahlen von *Papaver* in Homologie zu setzen. — Auch die Staubblattbildung von *Vaccinium* ist nicht dem wirklichen Sachverhalt entsprechend geschildert; die „Ausgüsse“ kommen nur durch eine Drehung nach oben; eigentlich liegt die Öffnungsstelle, wie bei allen Ericaceen-Antheren, ursprünglich nach unten. — *Capsella Hegeri*, welche neuere Autoren nach Lindau (statt Landau) versetzt haben, wächst nach Schumann in Rastatt. Kleine Mängel ließen sich noch mehr aufzählen, aber sie sind in einem umfangreichen, zahlreiche Einzelheiten bietenden Werke kaum zu vermeiden.

Die ausführlichen Darlegungen des Verf. sind ohne Zweifel sehr lehrreich und für das morphologische Studium von Anfängern hervorragend nützlich. Nur ist das Buch eigentlich mehr eine Sammlung von Vorlesungen als ein Praktikum. Nicht nur ist z. B. der über die Instrumente handelnde Teil und das Register sehr dürftig (es fehlen z. B. die neueren ausgezeichneten binokularen Präpariermikroskope und auch eingehendere Ratschläge für entwicklungsgeschichtliche Unter-



suchungen), sondern namentlich sind auch keine Literaturhinweise gegeben; solche finden sich nur für Systematik, Floristik und Pflanzengeographie. Mir scheint also, daß das Buch hauptsächlich für Lehrer, welche Pflanzen zu besprechen haben, durch die Reichhaltigkeit seiner Erörterungen von Vorteil sein wird; ein morphologisches Praktikum denke ich mir kürzer und „praktischer“ und nicht allein oder vorzugsweise für die Bedürfnisse angehender Systematiker berechnet. Die Abbildungen sind gut, aber ein großer Teil hätte — weil bekannte, leicht sichtbare und in jedem Lehrbuch dargestellte Dinge behandelnd — unbeschadet wegbleiben können. Unter den Herbarien ist das Münchener (unter Radlkofers Leitung stehende) nicht aufgeführt.

Möge das vorliegende Werk, dem der Verf. offenbar viel Mühe und Sorgfalt gewidmet hat, mit dazu beitragen, sein Andenken in der Botanik lebendig zu erhalten.

**Die Keimpflanzen der Gesneriaceen mit besonderer Berücksichtigung von Streptocarpus nebst vergleichenden Studien über die Morphologie dieser Familie.** Von Dr. K. Fritsch, o.ö. Prof. der Botanik in Graz. Mit 38 Abbildungen im Text. Jona, Verlag von Gust. Fischer. Preis 4,50 Mk. 1904.

Die Gesneriaceen sind eine Familie von hervorragendem morphologischem und biologischem Interesse. Jedermann kennt die merkwürdige Gestaltung einiger Streptocarpus-Arten, die Anisophyllie und Dorsiventralität anderer Formen. Eine vergleichende Untersuchung lag bis jetzt nicht vor, nur Bruchstücke der Entwicklungsgeschichte, wie sie z. B. die Hielscher'sche Arbeit über Streptocarpus bietet. Eine wirkliche Einsicht in den Aufbau dieser Pflanzen war damit nicht erreicht. Der Verf. hat nun eine große Anzahl von Gesneriaceen von der Keimung ausgehend untersucht und bietet so eine reichhaltige und interessante Darstellung des morphologischen Aufbaus der Gesneriaceen. Von den zahlreichen interessanten Einzelheiten sei hier nur das über die unifoliaten Streptocarpus-Arten Mitgeteilte kurz angeführt. Fritsch kommt zu dem Schlusse, daß die beiden Kotyledonen durch ein Internodium der Hauptachse voneinander getrennt seien, daß die Hauptachse selbst aber sonst ganz unterdrückt und die Inflorescenz axillaren Ursprungs sei. Dieser Auffassung pflichte ich vollständig bei; es ist vielleicht gestattet anzuführen, daß ich zu ihr schon vor dem Erscheinen der Fritsch'schen Arbeit durch eine im hiesigen Institut ausgeführte, in derselben Richtung sich bewegende Untersuchung gelangt war. Beiläufig bemerkt sei, daß die Blätter der unifoliaten Streptocarpus-Arten, z. B. Str. Wendlandi, vortreffliche Demonstrationsobjekte für die Wasseraufnahme durch die Blattfläche darbieten; welche, mit der Fläche in Wasser getauchte Blätter wurden ziemlich rasch wieder turgescient.

Außer den morphologischen Angaben finden sich in dem Fritsch'schen Buche auch anatomische. Die Literatur ist sorgfältig berücksichtigt. Manche morphologische Fragen sind bei den Gesneriaceen noch zu lösen, so z. B. die über die Inflorescenzbildung. Aber jedenfalls hat das Fritsch'sche Buch die Kenntnis dieser Familie sehr erheblich gefördert und aufs neue gezeigt, wie manche interessanten Gestaltungsverhältnisse noch durch vergleichend morphologische Untersuchungen aufgeklärt werden können.

K. G.







1

















I

















—























Fig.2



Fig.3



Fig.4



Fig.5



Fig.6



Fig.7



Fig.8



Fig.9



Fig.10

1

Fig.16

Fig.11



Fig.12

2

2

















